This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

+ *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.
+ *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.
+ *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.
+ *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at `http://books.google.com/`

SCIENCE LIBRARY
QK
731
.J15

Série A. N° 204
N° d'ordre
804

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Hubert JACOB DE CORDEMOY

BUHR B
a39015 00008755 4b

1re THÈSE. — [illegible]MENT SECONDAIRE.

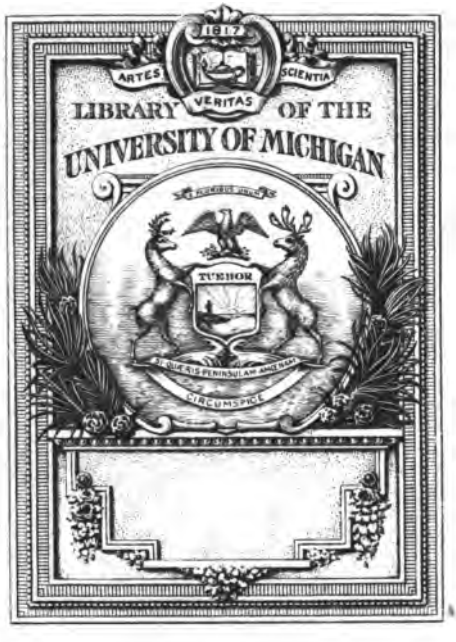
2me THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 6 Avril 1894, devant la Commission d'examen.

MM. BONNIER. . . . . *Président*
MUNIER-CHALMAS . . . . } *Examinateurs.*
GIARD . . . . . }

LILLE
IMPRIMERIE TYPOGRAPHIQUE & LITHOGRAPHIQUE LE BIGOT FRÈRES
Rue Nationale, 68, et rue Nicolas-Leblanc, 25
1894

Digitized by Google



Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

93

SÉRIE A N° 204

N° D'ORDRE
804

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Hubert JACOB DE CORDEMOY

1re THÈSE. — RECHERCHES SUR LES MONOCOTYLÉDONES A ACCROISSEMENT SECONDAIRE.

2me THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 16 Avril 1894, devant la Commission d'examen.

MM. BONNIER. . . . . *Président.*
MUNIER-CHALMAS . . . . } *Examinateurs.*
GIARD . . . . . }

LILLE
IMPRIMERIE TYPOGRAPHIQUE & LITHOGRAPHIQUE LE BIGOT FRÈRES
Rue Nationale, 68, et rue Nicolas-Leblanc, 25

1894

Digitized by Google

Science Library
QK
731
.J15

ACADÉMIE DE PARIS

FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

	MM.	
Doyen	DARBOUX, Professeur	Géométrie supérieure.
Professeurs honoraires	PASTEUR	
	DUCHARTRE	
Professeurs	DE LACAZE-DUTHIERS	Zoologie, Anatomie, Physiologie comparées.
	HERMITE	Algèbre supérieure.
	TROOST	Chimie.
	FRIEDEL	Chimie organique.
	TISSERAND	Astronomie.
	LIPPMANN	Physique.
	HAUTEFEUILLE	Minéralogie.
	BOUTY	Physique.
	APPELL	Mécanique rationnelle.
	DUCLAUX	Chimie biologique.
	BOUSSINESQ	Mécanique physique et expérimentale.
	PICARD	Calcul différentiel et calcul intégral.
	POINCARÉ	Calcul des probabilités, Physique mathématique.
	Y. DELAGE	Zoologie, Anatomie, Physiologie comparées.
	G. BONNIER	Botanique.
	DASTRE	Physiologie.
	DITTE	Chimie.
	MUNIER-CHALMAS	Géologie.
	GIARD	Evolution des êtres organisés.
	WOLF	Astronomie.
Professeurs adjoints	CHATIN	Zoologie, Anatomie et Physiologie comparées.
	JOLY	Chimie.
	PELLAT	Physique.
Secrétaire	FOUSSEREAU.	

Digitized by Google

A MON PÈRE

LE DOCTEUR E. JACOB DE CORDEMOY

A LA MÉMOIRE DE MA MÈRE

Digitized by Google

A M. GASTON BONNIER

PROFESSEUR A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

Hommage respectueux et témoignage
de vive reconnaissance.

Digitized by Google

Gen. Lib.
Bot.-Gard.
Lechevalier
11-27-39
39452

Transf. to
Science
3-15-62

RECHERCHES

SUR LES

Monocotylédones à accroissement secondaire

par H. JACOB DE CORDEMOY

INTRODUCTION

J'ai pris pour objet du présent travail l'étude des Monocotylédones dont le développement n'est pas limité à la période primaire, et qui offrent dans leur organisation anatomique des tissus secondaires produits par un méristème à activité temporaire ou permanente

Depuis les *Dracœna* au tronc énorme jusqu'aux Aloïnées acaules, il y a toute une série de ces Monocotylédones dont la structure est intéressante à divers points de vue.

De nombreux et importants travaux ont été publiés sur les végétaux de ce groupe. Mais on n'y trouve guère décrits que quelques types supérieurs, arborescents, sur la structure desquels se sont élevées de longues discussions dont je donnerai un aperçu historique.

Mon but a été de faire une étude plus générale, l'anatomie comparée des espèces à accroissement secondaire, en les empruntant autant que possible aux diverses familles où elles sont représentées. Cette étude ne me semble pas avoir été entreprise encore.

Digitized by Google

La véritable difficulté consistait à réunir les matériaux nécessaires, les Monocotylédones que devait comprendre un tel travail étant presque toutes exotiques. Les plantes venues dans les serres pouvaient, sans doute, être mises à contribution ; mais il y avait lieu de se tenir en garde contre l'influence possible de ce milieu artificiel. Il fallait donc, pour se placer dans des conditions normales, s'adresser à des végétaux qui avaient poussé sous leur climat naturel.

Profitant de circonstances spéciales, j'ai puisé dans la riche Flore de mon île natale, la Réunion. Mes recherches ont surtout porté sur des échantillons de cette provenance. J'ai pu ainsi décrire quelques espèces à peine connues.

Je dois exprimer ici ma reconnaissance toute filiale à mon père, qui a bien voulu recueillir pour moi les plantes que je désirais, et me communiquer à leur sujet d'utiles indications, fruit des études qu'il poursuit, depuis de longues années déjà, sur notre végétation locale.

Digitized by Google

HISTORIQUE

Les Monocotylédones ont longtemps formé la classe des végétaux endogènes. Cette doctrine de l'endogénie sur laquelle de Candolle établit sa division systématique des plantes avait eu pour origine une observation de Desfontaines (1) sur le Dattier chez lequel, selon lui, les « fibres » de la moelle « vont toujours en se serrant du centre à la circonférence, en sens contraire des autres arbres ».

Daubenton (2) développa cette idée en la prenant comme base d'une théorie de l'accroissement du tronc du Dattier. Il pensait, en effet, que l'acroissement de ce tronc est produit par les feuilles qui en sortent chaque année. Comme, d'après lui, les faisceaux et la substance cellulaire dont les nouvelles feuilles sont un prolongement, partent toujours du centre, ils forcent toujours les feuilles précédentes de se rejeter en dehors. Il s'ensuit, dit-il, que la partie qui fait tous les ans l'accroissement du tronc se forme au centre. Pour expliquer comment l'arbre, à un moment donné, cesse de grossir, il fait remarquer que « la substance du tronc a d'autant plus de compacité qu'elle se trouve d'autant plus près de la circonférence, et qu'à un certain point de densité, elle ne peut plus céder à l'effort des parties intérieures du tronc et se porter en dehors. »

Desfontaines (3), dans un autre Mémoire, se range à l'avis de Daubenton sur le mode d'accroissement des Palmiers ; il étend cette manière de voir aux autres Monocotylédones, et, parmi elles, aux Yuccas, aux Dragonniers, aux Aloès, etc.

(1) *Fragment d'un voyage dans les régences de Tunis et d'Alger, fait de 1783 à 1786*, p. 270.

(2) Daubenton : *Observations sur l'organisation et l'accroissement du bois* (Mém. de l'Acad. des sciences. 1790).

(3) Desfontaines : *Mémoires sur l'organisation des Monocotylédones, ou plantes à une feuille séminale* (Mém. de l'Institut, I. 1796-97).

Digitized by Google

Dupetit-Thouars (1) émet une théorie toute différente sur l'accroissement en diamètre du tronc des *Dracœna*. Il avait observé que lorsque les *Dracœna* se ramifient, chaque branche à sa naissance produit des faisceaux qui s'interposent dit-il, entre la zone cellulaire et le corps ligneux, et y forment une sorte d'épatement analogue à ce qui a lieu dans la greffe des Dicotylédones; que de ces faisceaux, les uns descendent vers la base de la tige, les autres se dirigent vers son extrémité supérieure, mais ne tardent pas à se recourber et à descendre comme les premiers. « C'est donc le développement des bourgeons, conclut-il, qui produit l'accroissement des troncs. »

A la même époque, Mirbel (2) ajoute une notion nouvelle sur le mode d'épaississement des Liliacées arborescentes. Il continue à admettre que celles-ci croissent par le centre, de même que les Palmiers; mais il reconnaît qu'elles croissent, en outre, à la circonférence. Ceci, dit-il, semblerait, au premier abord, les rapprocher des Dicotylédones; mais un examen plus attentif lui permet d'établir une distinction entre les deux grandes classes de végétaux parfaits, car il découvre que l'accroissement à la circonférence s'opère, chez les Monocotylédones, non par le développement et la superposition de couches concentriques, mais par la production de nouveaux faisceaux ligneux. Il assimile, mais à tort, comme nous le verrons, la gaine prosenchymateuse du *Ruscus racemosus* et du *Smilax horrida* à la couche ligneuse du *Dracœna reflexa*.

Trois années plus tard, la première protestation se fait entendre contre la doctrine erronée de l'endogénie. Contrairement à ce que l'on avait supposé jusque-là, Moldenhawer (3) soutient que, dans les Monocotylédones, les faisceaux provenant des feuilles âgées pénètrent plus profondément à l'intérieur de la tige que ceux qui appartiennent à des feuilles de formation récente. Pour lui, les faisceaux vasculaires les plus externes sont ceux des feuilles les plus jeunes.

(1) Dupetit-Thouars : *Essais sur la végétation*, 1809, Vol. I, p. 1.

(2) Mirbel : *Nouvelles recherches sur les caractères anatomiques et physiologiques qui distinguent les plantes monocotylées des plantes dicotylées* (An. du Museum, t. XIII, 1809).

(3) Moldenhawer : *Beiträge zur Anatomie der Pflanzen*. Kiel, 1812.

Digitized by Google

Cette opinion de Moldenhawer ne fut pas admise en France, car Dutrochet (1), en 1821, partage encore les idées de Desfontaines et des endogénistes. Après avoir dit que, chez les Monocotylédones, les nouveaux faisceaux pétiolaires naissent au centre de la tige, il ajoute : « Cela ne pouvait être autrement, puisque les feuilles nouvelles auxquelles ils correspondent occupent le centre du bourgeon ». Il combat la théorie de Dupetit-Thouars, et arrive à cette conclusion singulière que les Monocotylédones sont totalement dépourvues de la faculté de reproduire un nouveau système central à l'extérieur de l'ancien, ce qui coïncide chez elles avec l'absence de rayons médullaires!

En 1831, Mohl (2), dans son célèbre ouvrage sur la structure des Palmiers, décrit le type général auquel se ramène l'anatomie de la plupart des Monocotylédones. D'après lui, les faisceaux partent des feuilles, décrivent d'abord une courbe à convexité interne, puis se portent en dehors, et se rapprochent insensiblement de la périphérie de la tige. Arrivés tout près de la surface, ils continuent leur route vers la base, en suivant une direction à peu près verticale; de sorte que chaque faisceau croise nécessairement la partie supérieure de tous les faisceaux situés au-dessous de lui. Mohl ajoute que la structure de ces faisceaux n'est pas la même dans toutes les parties de leur trajet : au centre de la tige, et de là jusqu'aux feuilles, ils contiennent de nombreux vaisseaux, sont mous et gorgés de suc; plus bas, et plus près de la périphérie, ils s'épaississent et passent à l'état ligneux. C'est ce qui explique la consistance dure de la tige à sa périphérie.

Comparant le tronc des Palmiers à celui des Monocotylédones arborescentes, Mohl (3) reconnaît dans la tige des *Dracœna*, et en particulier du *D. cernua*, deux couches distinctes : une intérieure, qui constitue une moelle molle et n'augmentant pas avec l'âge; une extérieure, formant une masse dure et compacte qui croît plus ou moins avec l'âge de la plante. Cette couche dure extérieure des *Dracœna* est assimilable, dit-il, « à la couche

(1) Dutrochet : *Recherches sur l'accroissement et la reproduction des végétaux* (Mém. du Museum, t. VII, 1821).

(2) Hugo Mohl : *De Palmarum structura.* Monachii, 1831.

(3) Mohl : *Loc. cit.*, p. XIII.

Digitized by Google

fibreuse des Palmiers. On n'en trouve aucune trace au sommet de la tige, et ceci est facile à comprendre, car cette couche représente l'ensemble des extrémités inférieures des faisceaux vasculaires. »

Il résulte de ces descriptions que Mohl regarde la tige des Palmiers comme pourvue, de même que celle des *Dracœna*, d'un accroissement diamétral. La différence entre ces végétaux consisterait en ce que chez les Palmiers les extrémités inférieures des faisceaux, qui sont périphériques, s'amincirait considérablement; tandis que dans les *Dracœna*, *Aloe*, *Aletris*, dont la tige est plus volumineuse à la base, les terminaisons inférieures des faisceaux s'épaissiraient.

Treviranus (1), dans son traité de Physiologie végétale, consacre quelques pages à la structure des Monocotylédones, mais ses observations sur les *Aloe*, *Agave*, et le *Dracœna reflexa*, n'ajoutent rien aux notions que l'on possédait déjà.

Meneghini (2), après des recherches faites sur trois espèces, le *Yucca Draconis*, le *Dracœna Draco* et l'*Aletris fragrans*, arrive à formuler les mêmes idées que Mohl sur la constitution anatomique de ces grandes Monocotylédones. Comme Mohl, en effet, il pense que la zone de tissus ligneux de leur tige résulte de l'accumulation des faisceaux vasculaires qui descendent du centre vers la périphérie et se terminent à la base du tronc. Ces faisceaux, selon lui, naissent dans la zone parenchymateuse externe déjà formée, sous l'action des courants de sève; c'est ainsi que la tige croît dans le sens du diamètre. Cependant il admet aussi, avec Dupetit-Thouars, que le système fasciculaire des rameaux, en s'adossant à la face externe de la zone ligneuse de la tige, augmente son épaisseur.

Avec Lestiboudois (3), nous revenons, en partie, à la théorie de l'endogénie, mais sous une autre forme. Lestiboudois n'admet pas, comme Mohl, que l'accroissement de la tige des Monocotylédones se fasse exclusivement par la formation de nouveaux faisceaux

(1) Treviranus : *Physiologie der Gewächse*. Bonn. 1835. T. I.

(2) Meneghini : *Ricerche sulla struttura del caule nelle piante Monocotiledoni*. Padoue, 1836.

(3) Lestiboudois : *Études sur l'anatomie et la physiologie des végétaux*, 1840.

Digitized by Google

vers l'extérieur. Il avance que les gros faisceaux du corps central en produisent de plus petits, et que, par suite, indépendamment des faisceaux externes, de nouveaux faisceaux sont créés à l'intérieur. Il conclut donc que « c'est à tort que Mohl a considéré la structure des Monocotylédones comme identique avec celle des Dicotylédones, puisque les faisceaux ne se forment pas seulement à l'extérieur, mais qu'ils sont engendrés dans toute l'épaisseur de la tige ».

Dans la racine, où il ne reconnaît, en aucun cas, la formation de nouveaux faisceaux extérieurs, il n'admet qu'un accroissement interne.

Unger (1) ne fait que confirmer, par ses recherches sur les Liliacées arborescentes, les vues de Mohl sur la structure de ces plantes; comme ce dernier, il est d'avis que les faisceaux extérieurs et secondaires des *Dracœna* ne sont que les extrémités inférieures des faisceaux qui se rendent aux feuilles.

En 1845, parut un important Mémoire de Mirbel (2) plein d'observations judicieuses qui ruinaient complètement la doctrine de l'endogénie. Mirbel reconnaît, dans la tige du *Dracœna Draco* et du *Cordyline australis*, trois régions, savoir : la corticale, l'intermédiaire et la centrale. Il décrit d'une façon assez exacte ce qu'il appelle la région *intermédiaire* comme offrant le rapprochement d'un grand nombre de faisceaux ligneux, quelquefois ramifiés, et ne laissant entre eux que de petits espaces remplis de tissu. Le premier, il observe dans la partie de la région corticale qui confine à la région intermédiaire, la présence d'un tissu qu'il nomme *générateur*. « Ce tissu, dit-il, transparent et délicat, est formé d'utricules allongées et tétragones, lesquelles, réunies bout à bout et appliquées face contre face, composent une suite de lames régulières semblables les unes aux autres. » Il annonce, en outre, que ce tissu générateur reproduit sans cesse de nouveaux faisceaux qui vont épaissir la région intermédiaire ; et c'est ce qui lui donne l'explication de l'énorme volume de certains *Dracœna* des pays chauds.

(1) Unger : *Uber den Bau und das Wachsthum des Dicotyledonen-stamnes.* Saint-Pétersbourg, 1840.

(2) de Mirbel: *Recherches anatomiques et physiologiques sur le* Dracœna Draco (Anc. sc. nat. bot. 2e série, T. VI, 1845).

Digitized by Google

Aux observations si remarquables de Mirbel, Gaudichaud (1) oppose des dénégations formelles, peut-être un peu trop systématiques; et il tombe dans de nombreuses erreurs. Son œuvre, du moins au point de vue de la structure des Monocotylédones, ne contient aucun fait digne d'intérêt.

Karsten (2), plus heureux dans ses recherches, fait au contraire progresser la question. Il décrit dans le bourgeon terminal des Monocotylédones une couche de cambium conique au sommet, cylindrique dans les régions inférieures de la tige, et qui, par division de ses cellules, donne du parenchyme et développe des faisceaux. Dans la plupart des Monocotylédones l'activité de ce cambium cesse à un moment donné, et les derniers éléments parenchymateux qui en résultent se lignifient. Cette couche cambiale lignifiée s'observe dans la tige âgée, à la limite du cylindre central et de l'écorce, entre les faisceaux vasculaires les plus externes : Karsten lui donne le nom de *cylindre ligneux (Holzcylinder)*. Les cellules de cette couche sont parfois semblables à celles de l'écorce et de la moelle : c'est ce qui a lieu dans les Palmiers, les Pandanées, les Orchidées et les Graminées. Dans d'autres plantes, les éléments du cylindre ligneux diffèrent, surtout par leur plus grande épaisseur, de ceux des régions corticale et médullaire, entre lesquelles il existe alors une zone limitante distincte.

Quoi qu'il en soit, lorsque, dans les plantes précédentes, les choses en sont à cet état, la tige a acquis sa constitution définitive.

Dans les *Dracœna*, la croissance diamétrale n'est pas ainsi limitée. Le cambium reste continuellement actif et produit du parenchyme et des faisceaux. Karsten reconnaît que ces faisceaux issus de l'activité de la couche cambiale ne contiennent pas de vaisseaux, qu'ils sont distincts et séparés, bien que anastomosés entre eux. Pour lui, ces faisceaux de nouvelle formation des Monocotylédones sont comparables aux couches annuelles

(1) Gaudichaud : *Recherches sur l'anatomie et la physiologie comparées des végétaux monocotylés.* (Comptes rendus Acad. des sciences, août et sept. 1847).

(2) Karsten : *Vegetationsorgane der Palmen.* (Abhandlungen der Kön. Akad. zu Berlin, 1847).

Digitized by Google

des Dicotylédones. Il montre enfin, avec raison, que les faisceaux extérieurs des *Dracœna* ne sont nullement, comme l'avaient affirmé Mohl et Unger, les extrémités inférieures des faisceaux vasculaires qui se rendent aux feuilles.

En somme, outre cette dernière conclusion qui a déjà une grande valeur, le Mémoire de Karsten contient une autre donnée importante; c'est la distinction entre la couche fibreuse des Palmiers et la zone ligneuse des *Dracœna*. Mais l'auteur ne semble pas voir nettement la profonde différence d'origine de ces tissus; car selon lui, ceux-ci proviendraient tous deux d'un même cambium dont l'activité serait limitée dans la plupart des Monocotylédones, continue dans les végétaux se rattachant au type *Dracœna* (*Fourcroya, Crinum*).

Schacht (1) admet, avec Karsten, qu'il existe dans la tige des Monocotylédones, entre la moelle et l'écorce, une couche cambiale formée de cellules en voie de division, qu'il appelle l'*anneau d'accroissement* (*Verdickungsring*).

D'après lui, l'activité du cercle cambial s'éteint plus ou moins tôt dans la plupart des Monocotylédones ; l'anneau d'accroissement se lignifie et la tige cesse de s'épaissir. Dans les *Dracœna* au contraire, ajoute-t-il, de même que dans les Pandanées et les Palmiers, l'activité du cambium persiste pendant toute la durée de l'existence de ces végétaux dont la tige peut acquérir un diamètre quelquefois considérable.

Ainsi, la distinction établie par Karsten entre les Palmiers et les Monocotylédones arborescentes est méconnue par Schacht qui revient aux idées de Mohl.

Étudiant ensuite le développement des différentes parties de la tige, Schacht pose comme une loi générale que les faisceaux développés dans la couche cambiale ne sont que les ramifications des faisceaux vasculaires antérieurement formés, mais qu'il ne peut se produire dans la plante de nouveaux faisceaux indépendants.

Cette dernière opinion de Schacht est entièrement inexacte, comme celle qu'il émet sur la constitution des Palmiers.

Beaucoup des erreurs précédentes provenaient de ce que une

(1) Schacht : *Die Pflanzenzelle*. Berlin, 1852.

Digitized by Google

grande confusion régnait dans la classification des tissus, adoptée par les auteurs. C'est ainsi que l'on désignait par le même terme de *cambium* la couche cellulaire active des *Dracœna* et des genres voisins, et la zone génératrice des Dicotylédones, dont l'origine et les produits sont tout différents.

Nägeli (1) entreprit de préciser le langage histologique et donna une nomenclature des tissus devenue classique. Cependant, comme j'aurai à en faire un usage continuel dans le cours de ce travail, je la résumerai en quelques mots.

Schacht avait appelé parenchyme primitif *(Urparenchym)* le tissu jeune qui occupe le sommet de la tige et se compose uniquement de cellules toutes semblables entre elles.

Nägeli, observant que ces cellules se divisent sans cesse, donna (2) à la région terminale de la tige le nom plus approprié de *méristème primitif (Urmeristem)*. C'est par ce procédé de divisions cellulaires répétées que la tige s'organise et acquiert sa constitution définitive.

Il établit une distinction très nette entre le méristème primitif et le *méristème secondaire (Folgemeristem)*. Ce dernier terme désigne une couche de cellules actives qui apparaît à un niveau où le premier méristème a cessé ses cloisonnements et où la tige présente tous les organes qui en sont résultés. Enfin la dénomination de cambium est réservée à la zone génératrice des Dicotylédones.

Ces principes de nomenclature étant posés, Nägeli reprend la comparaison des Palmiers avec les Dracœnées.

Parmi les Palmiers, il prend pour type le *Chamædorea elatior* (3). Il montre que l'anneau d'accroissement de Schacht n'est autre qu'un reste de l'activité du méristème primitif qui persiste quelque temps à la périphérie de la moelle, sous l'écorce. Quand cette activité cesse, la tige est définitivement organisée et ne s'épaissit plus.

Le *Calodracon Jacquini* est, parmi les Dracœnées, le type

(1) Nägeli : *Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik.* Leipzig, 1858. Heft I.

(2) Nägeli : *Loc. cit.*, p. 3.

(3) Nägeli : *Loc. cit.*, p. 19.

Digitized by Google

qu'a choisi Nägeli (1). Dans cette plante, d'après sa description, de nombreux faisceaux se forment aux dépens du méristème primitif. Mais bientôt apparaît un méristème spécial situé entre la moelle et l'écorce, et qui donne naissance à des tissus secondaires, parenchyme et faisceaux.

Nägeli fait observer que les faisceaux secondaires ne sont pas construits comme ceux de la moelle primaire. Ils ne contiennent que des vaisseaux ponctués, tandis que les faisceaux primaires sont pourvus de vaisseaux spiralés.

En cette même année 1858, Mohl (2), dans un nouveau Mémoire, passe en revue les recherches des auteurs qui ont étudié les Monocotylédones arborescentes depuis la publication de son Anatomie des Palmiers. Il examine surtout les premiers travaux de Schleiden, ceux de Karsten et de Schacht. Il approuve l'opinion de Karsten qui, contrairement à celle qu'il avait émise et que Unger avait crû devoir confirmer, regarde comme indépendants, les faisceaux extérieurs des *Dracœna*. Mais il n'admet pas que ces faisceaux soient comparables aux couches annuelles des Dicotylédones, « puisque ces couches, dit-il, particulièrement dans nos arbres, tirent leur origine du cambium des faisceaux primaires qui est situé entre le bois et le liber ; elles ont donc une origine essentiellement différente de celle des faisceaux externes des *Dracœna* ». Il pense qu'on pourrait seulement les comparer aux faisceaux extérieurs de certaines Dicotylédones, Nyctaginées, Chénopodées, etc., qui sont arrangés en cercles concentriques plus ou moins réguliers, et qui n'ont pas non plus de rapports directs avec les feuilles. S'il trouve juste la plupart des observations de Karsten, Mohl s'élève contre les conclusions de Schacht qu'il proclame, avec raison, fausses et inadmissibles.

Schleiden (3) n'adopte pas les termes si utiles proposés par Nägeli pour désigner les divers tissus. Il nomme cambium à la fois la zone génératrice des Dicotylédones, et la couche forma-

(1) Nägeli : *Loc. cit.*, p. 21.

(2) Hugo von Mohl : *Uber die Cambiumschicht der Phanerogamen und ihr Verhaltniss zum Dickenwachsthum* (Bot. Zeitung, 1858).

(3) Schleiden : *Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik*. Leipzig, 1861.

Digitized by Google

trice des *Dracœna*. Cependant, dès 1843 (1), il professe cette idée exacte que les faisceaux vasculaires des Monocotylédones prennent naissance dans une couche de cambium située sous l'écorce de la tige, et que le tissu parenchymateux qui sert au développement ultérieur de ce membre se forme en même temps que les faisceaux vasculaires.

Il sépare nettement les Dicotylédones des Monocotylédones par cette considération que, chez les premières, les faisceaux s'épaississent continuellement; tandis que, dans les secondes, ils ne présentent aucun accroissement de cette nature. De là, la notion classique des faisceaux ouverts et des faisceaux fermés. On sait aujourd'hui que, fondée en général et dans les cas extrêmes, cette distinction n'est pas aussi tranchée que Schleiden l'a prétendu : entre les deux grandes classes de végétaux, il existe, à ce point de vue, une foule d'intermédiaires.

Mais Schleiden émet une idée fausse lorsqu'il avance que dans les tiges à entre-nœuds longs, celles des Graminées, par exemple, les faisceaux d'un entre-nœud apparaissent simultanément et se développent de même. En réalité, comme des recherches précédentes l'avaient d'ailleurs établi, l'ordre d'apparition et de développement des faisceaux est toujours successif et se fait du centre vers la périphérie de la tige.

Sanio (2) s'écarte de la voie de progrès tracée par les anatomistes depuis Karsten pour retomber dans les erreurs déjà réfutées. Il ne distingue pas, comme Nägeli l'avait fait, ce qui est dans la tige des Monocotylédones tissu primaire et tissu secondaire; et, pour lui, la zone secondaire des *Dracœna* résulte de l'activité persistante d'un anneau d'accroissement qu'il décrit dans le *Ruscus*, entre la moelle et l'écorce, et qu'à l'exemple de Schacht il appelle *Verdickungsring*.

Le Mémoire de M. Millardet (3) sur la structure des *Yucca* et des *Dracœna* renferme des détails anatomiques d'une réelle importance.

(1) Schleiden : *Grundzüge*, 1843. — *Beiträge zur Botanik*, 1844, p. 29.

(2) Sanio. *Vergleichende Untersuchungen über die Zusammensetzung der Holzkörpers* (Bot. Zeitung, 1863).

(3) Millardet : *Sur l'anatomie et le développement du corps ligneux dans les genres* Yucca *et* Dracœna. (Mém. de la Soc. des sc. nat. de Cherbourg, t. XI, 1865).

Digitized by Google

M. Millardet étudie le *Yucca aloifolia* et étend ses recherches comparatives au *Dracœna reflexa* et au *D. marginata*. Il contrôle les recherches de Unger sur le *D. ferrea* et les trouve exactes, à l'exception de ce qui regarde la direction des faisceaux et leurs anastomoses. Il considère, avec Karsten, les faisceaux secondaires comme indépendants par rapport aux faisceaux primaires.

L'auteur distingue, au milieu du parenchyme primaire de la tige des *Dracœna* et des *Yucca*, deux ordres de faisceaux : les uns, qu'il appelle *axiles*, occupent le centre de la tige ; ce sont ceux qui pénètrent dans les feuilles. Les autres, qu'il nomme *périphériques*, situés sous l'écorce, sont rectilignes dans les entre-nœuds inférieurs et convergent vers le centre en suivant la périphérie du bourgeon terminal.

Il reconnaît à ces faisceaux une structure différente : le nombre des vaisseaux est plus grand dans les faisceaux du centre, tandis que les « fibres libériennes » sont plus épaisses et plus nombreuses dans les faisceaux de la périphérie. Il fait remarquer, en outre, que ces fibres sont entièrement identiques à celles qui s'observent dans les faisceaux issus du cambium.

Ce cambium, d'après M. Millardet, apparaît dans les cellules de l'écorce qui sont les plus rapprochées du corps ligneux primordial.

La description du *Yucca aloifolia*, donnée par cet habile anatomiste, est demeurée classique. Il trouve dans cette espèce, entre les faisceaux fibro-vasculaires du centre et ceux de la périphérie, une plus grande différence de structure que dans les *Dracœna*.

M. Millardet admet, avec Mohl, les changements de structure qu'éprouvent les faisceaux dans leur parcours à travers la tige ; mais, pour lui, les petits faisceaux périphériques du corps central ne sont pas tous les extrémités inférieures de ceux qui sont plus au centre. Ce sont, à son avis, des faisceaux propres à la tige, bien qu'il n'ait pu voir comment ils se terminent au sommet de la tige.

Je montrerai, dans le cours de ce travail, qu'en réalité tous ces faisceaux se rendent aux feuilles.

Enfin l'auteur, après avoir décrit avec grand soin la course

Digitized by Google

sinueuse des faisceaux secondaires du *Yucca aloifolia*, établit, d'une façon très nette, les différences entre le mode d'accroissement en diamètre des Dicotylédones et celui des Monocotylédones.

M. Van Tieghem (1) a décrit une zone génératrice permanente et continue qui revêt toute la périphérie du corps central dans les *Acorus* (*A. Calamus*, *A. gramineus*). « Les faisceaux qui en proviennent, dit-il, sont simples, mais peuvent se dédoubler pour produire des faisceaux foliaires ». Rien de semblable n'a lieu pour les faisceaux secondaires des Liliacées arborescentes. Les descriptions de M. Van Tieghem montrent bien d'ailleurs les profondes différences qui existent, au point de vue du tissu formateur et de ses produits, entre les *Dracœna*, par exemple, et les *Acorus*.

Il convient néanmoins de rapprocher les Aroïdées des Liliacées, car l'origine de leur zone génératrice est la même. Chez les Aroïdées, c'est sous l'endoderme, dans la couche périphérique du cylindre central, qu'apparaissent les tissus secondaires ; il est démontré aujourd'hui que c'est également le péricycle qui donne naissance au méristème secondaire des Dracœnées.

Les recherches de Wossidlo (2) sur le *Dracœna Draco* ne contiennent aucun fait autre que ceux déjà soigneusement étudiés par M. Millardet. Cependant on y trouve une description beaucoup plus exacte des faisceaux secondaires.

Reprenant d'abord la comparaison anatomique des Palmiers et des *Dracœna*, Wossidlo conclut que la structure de la tige des *Dracœna* est, en somme, comparable dans ses traits généraux à celle des Palmiers. D'après lui, la tige des Palmiers, privée d'écorce, correspond au cylindre médullaire des *Dracœna*. La seule différence fondamentale consiste en ce que la tige des *Dracœna* possède une couche de cambium dont l'activité permanente produit continuellement du tissu qui détermine l'accroissement en diamètre de cette tige.

La structure de cette couche ligneuse, dans les *Dracœna*, est bien différente de celle du cylindre médullaire et de la tige des

(1) Ph. Van Tieghem : *Recherches sur la structure des Aroïdées* (An. sc. nat. Bot. 5e série. T. VI, 1866).

(2) Wossidlo : *Ueber Wachsthum und Structur der Drachenbäume*. Breslau, 1868.

Digitized by Google

Palmiers. Les faisceaux qu'elle renferme ne sont pas disséminés dans le parenchyme, mais sont disposés par cercles concentriques rappelant les couches annuelles des Dicotylédones. De plus, ils ne sont pas isolés, et sont reliés entre eux par de fréquentes anastomoses radiales et tangentielles ; les mailles du réseau ainsi formé sont remplies par le tissu parenchymateux.

L'auteur, ai-je dit, donne avec une remarquable exactitude la constitution des faisceaux compris dans la zone ligneuse. Pour lui, ces faisceaux, comme dans les Conifères et les Cycadées, n'ont pas de vaisseaux proprement dits ; leurs éléments vasculaires sont représentés par des cellules prosenchymateuses ou trachéides jouant le rôle de vaisseaux, et auxquels sont associées des cellules grillagées *(Gitterzellen)*.

Wossidlo indique bien que la zone d'accroissement des *Dracœna* est issue de l'activité d'un cambium qui prend directement naissance dans le parenchyme primitif, mais il n'indique pas avec précision cette origine.

Je n'ai pas à donner une analyse bien étendue du long et important Mémoire où Falkenberg (1) expose ses observations sur les organes de végétation des Monocotylédones. L'auteur, en effet, n'a pas fait de recherches originales sur les Monocotylédones à formations secondaires qui seules doivent m'occuper ici.

Falkenberg confirme les idées de Nägeli qui, autour des Palmiers, avait groupé la plupart des Monocotylédones considérées par lui comme dépourvues d'un véritable anneau d'accroissement (*Verdickungsring* de Schacht et de Sanio).

En ce qui concerne les Monocotylédones arborescentes, à épaississement continu, Falkenberg ne fait qu'énumérer les genres qui ont été l'objet de recherches spéciales et les opinions qui ont été émises à leur sujet. Il conclut (2), en somme, que les Monocotylédones à accroissement secondaire « auraient besoin de recherches nouvelles et plus précises ».

Dans un chapitre spécial de son Anatomie comparée, de Bary (3) résume les travaux publiés sur les tissus secondaires

(1) Falkenberg : *Vergleichende Untersuchungen über den Bau der Vegetationsorgane der Monocotylen.* Stuttgart, 1876.

(2) Falkenberg : *Loc. cit.*, p. 153.

(3) De Bary : *Vergleichende Anatomie.* Leipzig, 1877.

Digitized by Google

qu'offrent la tige des Monocotylédones arborescentes et la racine de quelques-unes d'entre elles. Il cite les genres chez lesquels ces productions ont été signalées ; puis, il donne une description anatomique générale de ce type de végétaux, en indiquant toutefois les particularités que peuvent présenter les divers genres.

L'auteur n'est pas d'accord avec M. Millardet sur l'origine du cambium. Tandis que ce dernier place, comme on sait, dans l'écorce, les débuts de la zone cambiale, de Bary rattache, avec raison du reste, au plérome, la couche initiale du cambium qu'il décrit comme étant extrafasciculaire et située immédiatement en dehors des faisceaux foliaires les plus extérieurs.

Le travail de M. Guillaud (1), paru peu de temps après celui de Falkenberg, ne traite aussi spécialement que des Monocotylédones ordinaires, à accroissement limité à la première année. Cependant, comparant (2) l'origine de la couche prosenchymateuse interposée entre l'écorce et le corps central, chez ces Monocotylédones, à celle de la zone d'accroissement des *Dracœna*, M. Guillaud émet des idées peu exactes. D'après lui « le méristème primitif achève très rarement, directement et à lui tout seul, l'édifice anatomique » ; la gaine de prosenchyme qui, lorsqu'elle existe, établit une limite réelle entre l'écorce et le cylindre central, dérive d'un méristème spécial fonctionnant postérieurement, et aussi indépendamment du méristème primitif : il l'appelle le *propériméristème*, réservant le nom de *périméristème* à la zone d'accroissement qui survient plus tard dans certaines tiges, comme chez les *Dracœna*, les *Aloe*, etc. Mais comme celle-ci est également secondaire, indépendante du méristème primitif, il s'ensuit qu'elle doit représenter, pour l'auteur, un propériméristème dont l'activité se continuerait pendant toute la vie de la plante.

En un mot, les démonstrations de Nägeli, confirmées par les recherches de Falkenberg, sont de nouveau méconnues ; et, avec M. Guillaud, nous faisons retour aux anciennes opinions de Mirbel, Schacht et Sanio.

(1) A. Guillaud : *Recherches sur l'anatomie comparée et le développement des tissus de la tige des Monocotylédones* (An. sc. nat. Bot. 6e série, T. V, 1878).

(2) Guillaud : *Loc. cit.*, p. 12.

Digitized by Google

Il est vrai que plus loin (1), revenant sur le même sujet, M. Guillaud s'exprime ainsi : « Dans les Monocotylédones, le périméristème d'accroissement se développe en dehors du propériméristème et peut-être dans ses couches externes ; mais là, non plus, il n'est pas probable qu'il soit simplement sa continuation ; après arrêt du premier périméristème, et peut-être aussi pour les *Dracœna*, après son retour au tissu fondamental, naît le périméristème d'accroissement » considéré comme « évolution ultérieure, indépendante ».

Cette dernière restriction, où des doutes se manifestent, me semble inconciliable avec les conceptions de l'auteur sur l'origine des divers tissus des Monocotylédones.

Le Mémoire que M. Mangin (2) a consacré à l'étude de l'origine des racines adventives des Monocotylédones renferme la solution de certains problèmes importants relatifs à la structure de ces végétaux.

M. Mangin reprend et précise les idées de Nägeli et de Falkenberg qui avaient établi que les tissus de la tige de la plupart des Monocotylédones provenaient de la seule activité du méristème primitif. La transformation du méristème primitif en tissus durables « commence, dit-il, en deux régions à la fois : au centre même de la tige, et à la périphérie, tout contre l'épiderme. De ces deux régions, la différenciation s'avance en direction centrifuge pour la partie interne, en direction centripète pour la partie externe, de sorte que le méristème primitif, d'abord continu dans toute la section de la tige, est, plus tard, réduit à un anneau dont l'épaisseur diminue graduellement et qui finit par disparaître. C'est à l'endroit où les deux processus de différenciation se touchent qu'il convient de placer la limite entre l'écorce et le corps central.

« L'*écorce* serait alors la région périphérique de la tige, caractérisée par un développement centripète ; le corps central serait caractérisé par un développement centrifuge. » C'est, en effet, ce que démontre l'observation.

Comme Nägeli, M. Mangin établit une distinction absolue

(1) Guillaud : *Loc. cit.*, p. 144.

(2) L. Mangin : *Origine et insertion des racines adventives et modifications corrélatives de la tige chez les Monocotylédones* (An. sc. nat. Bot 6e série, T. XIV, 1882).

Digitized by Google

entre cette dernière couche active du méristème primitif et le méristème secondaire des Monocotylédones arborescentes. Avec de Bary, il pense que ce dernier méristème prend naissance dans la couche périphérique du corps central ; et il démontre, d'une façon incontestable, cette origine par l'examen des plantules de germination (*Aloe*, *Yucca*, *Agave*).

L'auteur a tenté d'expliquer le rôle des tissus secondaires des Monocotylédones. Or, il décrit chez les Monocotylédones à épaississement limité, un péricambium actif ou couche *dictyogène,* qui favorise la formation d'un réseau fasciculaire particulier, intermédiaire entre la racine et la tige, et qu'il nomme le *réseau radicifère.* Généralisant ces notions, il assimile ces productions à la zone secondaire des Monocotylédones arborescentes, qui a, en effet, une origine identique : pour lui, le parenchyme secondaire serait la couche dictyogène où se développeraient les faisceaux secondaires, sur lesquels s'insère le système vasculaire des racines adventives, et qui représenteraient le réseau radicifère. « Ces faisceaux, dit-il (1), n'ont donc d'autre rôle que de servir d'intermédiaire entre les faisceaux communs et les racines adventives développées en grand nombre à la base de la tige ».

Je montrerai, dans ce travail, que les faisceaux secondaires des Monocotylédones ont encore un autre rôle, que je crois plus général.

M. Morot (2), dans ses Recherches sur le péricycle, décrit les formations secondaires de la racine des *Dracœna* et celles de la tige du *Cordyline cœrulea.* D'accord avec M. Mangin, il rapproche le système que cet auteur appelle le réseau radicifère de celui qui se développe à la périphérie du cylindre central chez les *Dracœna*, *Yucca,* etc. Mais il se refuse à voir, comme M. Mangin, « dans ce dernier système fasciculaire un cas particulier du premier. »

D'après lui, le réseau radicifère doit être regardé, au contraire, comme une réduction ou même une simple ébauche du

(1) Mangin : *Loc. cit.*, p. 339.

(2) L. Morot : *Recherches sur le péricycle ou couche périphérique du cylindre central chez les Phanérogames* (An. sc. nat. Bot. 6e série, T. XX, 1885).

Digitized by Google

système de faisceaux péricycliques si développé dans la tige des *Dracœna*.

M. Morot n'admet, en outre, qu'avec bien des restrictions le rôle qui, d'après M. Mangin, est dévolu aux faisceaux secondaires des Monocotylédones. Pour lui, ce rôle n'est pas général et ne peut pas être démontré dans tous les cas. Cette critique n'est malheureusement suivie d'aucune opinion personnelle sur le même sujet.

En 1889, M. Röseler (1) entreprend de compléter l'histoire anatomique des tissus d'accroissement des Monocotylédones, et étudie la structure comparée de la tige des *Dracœna*, des *Yucca* et des *Aloe*. Il reconnaît comme Mohl, que la structure des traces foliaires varie suivant le point considéré de leur parcours. Pourvus de vaisseaux annelés et spiralés lorsqu'elles pénètrent dans le corps ligneux, dit-il, elles ne présentent plus que des trachéides au bas de la tige. Cette transformation est décrite brièvement, mais avec assez de précision dans les *Yucca*.

L'auteur entre dans une longue discussion sur le fonctionnement de la couche génératrice. Il conclut que « dans l'anneau d'accroissement du *Yucca*, du *Dracœna* et de l'*Aloe*, il n'existe pas de cellules douées d'une capacité de segmentation illimitée, formant alternativement le bois et l'écorce, c'est-à-dire de cellules semblables aux initiales des Conifères et des plantes à feuilles caduques ». Le point de départ de la zone d'accroissement serait, selon lui, des « cellules-mères », qui, par divisions tangentielles, donnent un certain nombre d'autres cellules, capables elles-mêmes de prendre fonction de cellules-mères, et ainsi de suite. Puis, suivant le développement des faisceaux issus de cette couche formatrice secondaire, M. Röseler s'attache surtout à montrer que les trachéides qui forment l'élément ligneux de ces faisceaux proviennent chacune de la différenciation d'une cellule unique.

Tout récemment enfin, pendant le cours de mes recherches,

(1) P. Röseler : *Das Dickenwachsthum und die Entwickelungsgeschichte der secundären Gefässbündel bei den baumartigen Lilien* (Jahrbücher fur wissenschaftliche Botanik, Band XX, 1889).

Digitized by Google

MM. Scott et Brebner (1) publièrent un Mémoire très intéressant sur l'organisation des Monocotylédones à épaississement continu.

Ils arrivent à la même conclusion que M. Röseler touchant l'origine des trachéides. Abordant ensuite la question des formations secondaires des racines de *Dracœna*, ils examinent leur mode de production dans le péricycle et l'écorce. Comme il me faudra bientôt revenir sur les résultats de leur travail, on me permettra de ne pas insister plus longuement ici.

En dernier lieu les auteurs décrivent une zone d'accroissement secondaire dans la tige d'une Iridée, l'*Aristea corymbosa*. D'après leur description, la couche de tissus secondaires de cette plante a les plus grandes analogies avec celle des *Dracœna*, *Yucca*, etc. Comme dans ces derniers, elle est issue d'un « cambium » d'origine péricyclique, dont l'activité se continue pendant toute la vie de la plante; et elle contient de nombreux faisceaux secondaires pourvus de trachéides, chacune de celles-ci provenant de la différenciation d'une seule cellule.

Je dois signaler, pour que cette bibliographie soit complète, un Mémoire de M. Schulze (2), paru alors que la rédaction de mon travail était terminée. C'est une étude comparée de l'anatomie d'un certain nombre de familles de Monocotylédones, parmi lesquelles figurent les Liliacées. L'auteur ne fait qu'indiquer les caractères principaux de la morphologie interne des Liliacées arborescentes sans donner à ce sujet de développement spécial.

On voit par cet exposé historique que les Monocotylédones à accroissement secondaire paraissent n'avoir été l'objet d'aucun travail général, d'aucune étude d'ensemble. D'une part, les recherches, nombreuses il est vrai, qui concernent leur anatomie, n'ont été inspirées souvent que par l'insuffisance des notions acquises sur tel ou tel point particulier, spécial, de leur organisation. Si, d'autre part, le champ des investigations a été plus large, si elles

(1) Scott and Brebner : *On the secondary tissues in certain Monocotyledons* (Annals of Botany. Vol. VII. N° XXV, March 1893).

(2) R. Schulze : *Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Liliaceen, Hœmodoraceen, Hypoxidoideen und Velloziaceen.* (Botanische Jahrbücher, Band XVII, 1893).

Digitized by Google

ont porté sur des régions organiques plus nombreuses et plus étendues, les types considérés dans ce cas ont été, en revanche, limités à quelques espèces appartenant parfois à une seule et même famille. Je ne connais aucune étude comparée embrassant l'anatomie complète d'un certain nombre de ces végétaux empruntés aux différentes familles qui les renferment.

On peut remarquer, en outre, parmi les idées émises par les observateurs, combien il en est d'incomplètes ou de contradictoires. A côté de faits bien établis sans doute, c'est à peine si certains problèmes ont été abordés, tels que le rôle des tissus secondaires de ces Monocotylédones.

Je me suis donc proposé de comparer le plus grand nombre de types possible, pris, autant qu'il m'a été donné de le faire, dans les diverses familles qui en contiennent, en ayant soin d'étendre mes recherches aux différents membres de la plante. Enfin, réunissant les indications fournies soit par les particularités du mode de végétation, soit par la nature des produits cellulaires, j'ai cherché à saisir quelles étaient les fonctions réelles ou les plus vraisemblables des tissus secondaires qui compliquent l'organisation de ces végétaux.

Considérations générales

Il ne me paraît pas dépourvu d'intérêt de former un tableau des familles auxquelles appartiennent les Monocotylédones à accroissement secondaire. Je puis ainsi, sans en surcharger plus tard mes descriptions anatomiques, donner quelques détails relatifs à la morphologie externe de certaines espèces qui, à cause de la Flore particulière dont elles font partie, sont insuffisamment connues même au point de vue de leurs formes extérieures.

Liliacées. — La plupart des genres offrant des tissus secondaires prennent place dans la famille des Liliacées. Deux tribus (1) les renferment : celle des Aloïnées et celle des Dracœnées.

Parmi les Aloïnées, les deux genres *Aloe* et *Lomatophyllum* sont les seuls qui atteignent des dimensions assez considérables.

(1) J'adopte ici la classification de MM. Bentham et Hooker : *Genera plantarum*, vol. III, pars II.

Digitized by Google

Les *Aloe*, plus répandus, ont été l'objet de recherches anatomiques nombreuses; quant aux *Lomatophyllum*, localisés dans les îles Mascareignes, ils sont bien moins connus.

Il y a deux espèces de *Lomatophyllum* : le *L. macrum* et le *L. borbonicum*. Ce dernier, de plus grande taille que l'autre, possède une tige qui peut être de la grosseur de la cuisse, d'après Baker (1), et s'élever à une hauteur de plus de deux mètres. Les deux espèces croissent à la Réunion, sur les flancs des montagnes, à une altitude de 1500 à 2000 mètres, où elles ne sont pas communes.

Les autres Aloïnées, les *Gasteria*, *Haworthia*, *Apicra*, n'ont que des tiges courtes présentant une couche formatrice à activité limitée; elles ont été presque complètement délaissées par les anatomistes.

A la tribu des Dracœnées appartiennent les types classiques de Monocotylédones arborescentes. Ce sont les *Yuccá*, *Dracœna*, *Beaucarnea*, *Dasylirion*, *Cordyline*.

On trouve aussi souvent cité par les auteurs l'*Aletris fragrans*. Cette espèce n'est pas une Hœmodoracée, comme le suppose M. Van Tieghem (2). L'*Aletris fragrans* Linn. est une Dracœnée que Kunth (3) décrit sous le nom de *Dracœna fragrans*, Gawl. Meneghini (4), qui l'a étudiée anatomiquement, en donne une figure qui correspond bien, en effet, au *D. fragrans* cultivé dans les serres.

Il est d'autant plus rationnel de placer l'*Aletris fragrans* parmi les *Dracœna*, qu'il présente seul, avec ce dernier genre, cette particularité remarquable de former des tissus secondaires dans la racine.

Le *Beaucarnea* Lem. est décrit par MM. Bentham et Hooker sous le nom de *Nolina*, Mich. (*Roulinia*, Brongn.)

Les mêmes auteurs regardent seulement comme deux sections du genre *Cordyline*, le *Calodacron* Planch. et le *Cohnia* Kunth.

J'ai cru devoir maintenir le genre *Cohnia* créé qar Kunth;

(1) Baker : *Flora of Mauritius and the Seychelles*.
(2) Van Tieghem : *Traité de Botanique*, 1891, p. 827.
(3) Kunth : *Enumeratio plantarum*, T. V, p. 9.
(4) Meneghini : *Loc. cit.* Pl. VI.

Digitized by Google

car, si l'espèce que j'ai décrite (1), le *Cohnia flabelliformis*, se rapproche des *Cordyline* par la forme de ses feuilles et son organisation florale, elle s'en éloigne par son mode de végétation bien particulier et sa structure anatomique.

Laissant de côté tout ce qui concerne la fleur, je rappellerai en quelques lignes les autres caractères de cette espèce dont j'exposerai plus loin la constitution anatomique.

L'inflorescence du *Cohnia flabelliformis* est en grappe composée. Les fleurs sont portées sur les axes quaternaires par des petits pédicelles blancs.

Les tiges simples, très rarement rameuses, de 3-4 mètres de longueur, de deux centimètres environ de diamètre, s'élèvent en nombre plus ou moins considérable d'une souche plus ou moins aplatie ou globuleuse appliquée contre le tronc des vieux arbres. Elles se terminent à un certain âge par l'inflorescence, et *continuent à s'allonger par un bourgeon axillaire contigu à l'axe florifère.*

Ces tiges sont dès lors marquées des cicatrices des axes florifères et de celles plus ou moins nettes des feuilles tombées.

Les feuilles sont distiques, sessiles, engainantes à la base, équitantes, munies d'une d'une forte nervure médiane. La portion équitante épaisse, pétioliforme, est longue d'environ 25 centimètres ; le limbe, long de 80 centimètres à 1 mètre, large de 8 à 10 centimètres, est penninerve et présente des nervures fines, serrées, non proéminentes. Les bords sont entiers, ondulés ; le sommet est très aigu, acuminé. Le tout est glabre.

Cette espèce est un arbuste épiphyte, à racines épaisses, fibreuses, rameuses, dures, solides, embrassant les rameaux des arbres et s'enfonçant dans les mousses et l'humus qui recouvrent les vieux arbres.

Cette plante croît à la Réunion, dans les forêts humides, sur les vieux arbres moussus, ou quelquefois sur le sol humifère, parmi les racines des plantes voisines, aux altitudes de 300 à 1500 mètres.

Son nom vulgaire dans l'île est : *Canne marronne* (2).

(1) H. Jacob de Cordemoy : *Une Liliacée exotique peu connue* (Rev. gén. de Botanique. T. IV, p. 369).

(2) A l'île de la Réunion, toute plante spontanée qui présente quelque ressemblance avec une autre espèce cultivée, est désignée par le nom vulgaire de celle-ci, suivi du qualificatif *marron*.

Digitized by Google

Amaryllidées. — Dans cette famille, trois genres seulement ont été reconnus pourvus d'accroissement secondaire : l'*Agave* et le *Fourcroya*, appartenant à la tribu des Agavées, et le *Crinum*, parmi les Amaryllées.

Iridées. — MM. Scott et Brebner (1) ont décrit la seule Iridée où, jusqu'ici, la présence de tissus secondaires ait été signalée. L'espèce dont il s'agit est un petit arbuste de la tribu des Sisyrinchiées, habitant la colonie du Cap : l'*Aristea corymbosa* Benth.

Cependant, dans la même tribu il existe des formes voisines de l'*A. corymbosa*. Ce sont : l'*Aristea fruticosa* Pers., le *Witsenia maura* Thunb., et le *Klattia partita* Baker. Ces trois dernières espèces doivent, d'après MM. Scott et Brebner, probablement présenter une structure anatomique analogue à celle qu'ils ont trouvée dans l'*A. corymbosa*.

Dioscoréacées. — Tandis que dans les types précédents, les formations secondaires sont répandues dans tout l'appareil végétatif, les Dioscoréacées n'en offrent jamais dans leur tige aérienne qui est volubile et grimpante.

Trois genres ont été étudiés au point de vue spécial où nous nous plaçons : les *Tamus*, *Testudinaria* et *Dioscorea*.

Sous le rapport de leurs rhizomes qui, seuls, nous intéressent ici, nous distinguerons deux types de *Dioscorea*. Les uns ont un rhizome simple qui grossit considérablement et peut peser plusieurs kilogs. Les autres possèdent des rhizomes multiples, tubéreux, portés à l'extrémité des tiges souterraines grêles ; ils sont de la taille de grosses pommes de terre, comme ceux du *D. aculeata*, par exemple.

Parmi les premiers, nous citerons le *D. alata* dont le rhizome volumineux, violet, s'enfonce perpendiculairement dans le sol, et le *D. sativa* dont le rhizome, aussi gros que celui du *D. alata*, se comporte de même et a une chair blanche.

J'ai examiné le *D. aculeata*, et le *D. sativa*. Je n'ai trouvé de zone d'accroissement secondaire que dans le rhizome du *D. sativa*.

Certaines espèces, on le sait, offrent des bulbilles aériens

(1) Scott et Brebner : *Loc. cit.*, p. 44.

Digitized by Google

développés à l'aisselle des feuilles. Ces bulbilles ne renferment pas de méristème secondaire (1).

Je vais maintenant commencer l'exposé de la partie anatomique de ce travail que je divise en trois chapitres :

Le premier concerne la racine où des tissus d'épaississement peuvent exister, et n'ont guère été rencontrés que dans le seul genre *Dracœna*.

Le second aura pour objet les portions aériennes et souterraines de l'appareil végétatif où la zone génératrice existe le plus souvent dans les deux régions à la fois, ou au moins dans l'une d'elles (Dioscoréacées, à part quelques espèces de *Dioscorea* qui s'en tiennent à leur organisation primaire).

Dans le troisième, je réunirai la feuille et l'axe de l'inflorescence où jamais il n'y a de formations secondaires.

Chapitre I

LA RACINE

Je distribuerai les racines en deux groupes : 1° celles qui sont dépourvues de formations secondaires ; elles constituent la majorité ; 2° celles qui en présentent, et s'accroissent diamétralement.

Mais toutes ces racines ont un caractère commun : elles offrent dans leur structure primaire, outre leurs faisceaux libériens et ligneux normaux, des vaisseaux et des tubes criblés de seconde formation que l'on trouve disséminés dans le conjonctif central.

Ces éléments conducteurs supplémentaires de la racine des Monocotylédones ont été signalés bien des fois, sinon complète-

(1) J'ai étudié, à cet effet, les bulbilles d'une espèce appartenant à la flore indigène de la Réunion, la Hoffe (*D. Hoffa*. sp. nov.). Les bulbilles axillaires de la Hoffe sont bien distincts de ceux du *D. bulbifera* qui croît dans la même région. Ils sont compactes, de couleur gris brun, jamais globuleux comme ceux du *D. bulbifera*, mais de forme variable, bilobés, cuboïdes ou parallélipipédiques, limités par des faces plus ou mois planes ou courbes, séparées par des arêtes vives.

Ces bulbilles tombent sur le sol et servent à reproduire la plante. Sur le milieu de la face ou des faces opposées au hile se trouve une petite excavation d'où naît la jeune plante.

Cette espèce est vivace par son rhizome très-petit qui, notons-le, a la même structure anatomique que les bulbilles. Elle croît dans les lieux incultes et escarpés.

Digitized by Google

ment étudiés ; je crois donc devoir donner, au préalable, un résumé historique des principales opinions émises à leur sujet.

Dès 1840, Lestiboudois (1) observe dans la racine du *Dracœna Draco* que, pendant que les faisceaux primitifs se constituent, de nouveaux faisceaux se développent en grand nombre au centre. Ceux-ci sont, d'après lui, parenchymateux, arrondis, et contiennent un vaisseau central. Quelquefois, dit-il, un de ces faisceaux du centre « se soude à l'extrémité d'un faisceau extérieur ».

L'auteur décrit une disposition semblable dans l'*Aloe fruticosa*, et rencontre des vaisseaux centraux analogues dans le *Yucca aloifolia*.

Mais, poursuivi par son idée de l'accroissement interne des Monocotylédones, Lestiboudois, remarquant que l'apparition des faisceaux centraux est postérieure à la formation des faisceaux vasculaires externes, se contente de voir dans ces faits une preuve que la croissance diamétrale des racines se fait intérieurement.

En 1866, M. Van Tieghem (2) trouve dans la racine de quelques Aroïdées (*Philodendron micans*, *Monstera repens*, *Tornelia fragrans*), des vaisseaux ordinaires et des vaisseaux cribreux disséminés dans la partie centrale et isolés dans le tissu fibreux. Mais il les rattache directement aux files radiales externes des éléments du bois et du liber.

Wossidlo (3) signale également dans les racines du *Dracœna rubra* des faisceaux vasculaires isolés et disséminés dans le parenchyme central.

Dans une note publiée en 1887, M. Van Tieghem (4) appela l'attention sur la formation, dans la racine, d'un second bois primaire superposé au liber, à développement centrifuge, et qu'il nomma le *métaxylème*. Ces faisceaux de métaxylème ont, d'après lui, les caractères suivants : il prennent naissance aux dépens de certaines cellules conjonctives situées au bord interne des faisceaux libériens, disposées en files longitudinales, et qui se différencient par élargissement, épaississement et lignification de

(1) Lestiboudois : *Loc. cit.*, p. 167.
(2) Van Tieghem : *Structure des Aroïdées*, p. 119, 147, 151.
(3) Wossidlo : *Loc. cit.*, p. 27.
(4) Van Tieghem : *Bul. Soc. Bot.* (Séance du 11 Mars 1887).

Digitized by Google

leur membrane, en autant de vaisseaux. Ces faisceaux vasculaires, alternes avec les faisceaux vasculaires à développement centripète, se développent en direction centrifuge.

Parmi les Monocotylédones, M. Van Tieghem examine surtout l'*Iris* et l'*Eriophorum*, chez lesquels il ne trouve qu'un seul vaisseau de métaxylème au bord interne du liber.

Ces notions introduites dans la science par M. Van Tieghem expliquent, à mon avis, la structure des racines de bon nombre de Monocotylédones arborescentes où les larges vaisseaux du conjonctif central, généralement très nombreux, présentent les caractères que je viens de rappeler, et sont, par conséquent, des vaisseaux de métaxylème.

En 1892, parurent des observations de M. Cerulli (1) sur les groupes de vaisseaux et de tubes criblés du conjonctif central de la racine des Monocotylédones. D'après cet observateur, les gros vaisseaux sont répandus uniformément dans le parenchyme médullaire chez le *Dasylirion* et le *Yucca;* tandis que dans les genres *Cordyline* et *Dracœna*, ils sont tous réunis à la partie périphérique du parenchyme médullaire, et la partie centrale constitue une véritable moelle. Cependant, dans quelques espèces de *Dracœna*, ajoute-t-il, on trouve des tubes criblés unis aux gros vaisseaux épars çà et là dans le conjonctif médullaire.

De l'étude des racines du *Dasylirion longifolium* et de quelques *Yucca*, M. Cerulli conclut que les grands vaisseaux qui existent dans le cylindre central de la racine de bon nombre de Monocotylédones n'ont rien de commun avec les faisceaux des rangées externes, mais que ce sont des formations anormales qui ont leur origine dans le parenchyme médullaire par différenciation directe et par fusion de cellules conjonctives superposées en séries longitudinales.

L'auteur ne s'occupe pas du développement des groupes de tubes criblés, isolés dans le conjonctif ou accompagnant les vaisseaux médullaires des *Dracœna*.

Telles sont les notions que l'on possède actuellement sur les particularités de la structure primaire des racines des Monocotylédones arborescentes.

(1) Cerulli-Irelli : *Contribuzione allo studio della struttura della radice nelle Monocotiledoni* (Atti della reale Accad. dei Lincei, 3 Aprile 1892).

Digitized by Google

Je vais maintenant commencer l'exposé de mes propres recherches sur ces racines dont je ferai deux groupes, ainsi que je l'ai dit au début de ce chapitre.

I. RACINES DÉPOURVUES DE FORMATIONS SECONDAIRES.

Prenons comme premier exemple une racine latérale âgée d'*Agave americana*. En coupe transversale (fig. 7, pl. II) elle présente la structure suivante :

De l'écorce en grande partie exfoliée il ne reste que les huit ou dix assises les plus internes *ec*, les unes entièrement fibreuses, les autres seulement épaissies. Les fibres, disposées sur quatre ou cinq rangées, forment une couche compacte, séparée de l'endoderme par une assise à parois peu épaisses qui se déchire facilement ; de sorte que souvent la couche fibreuse s'exfolie à son tour, et l'endoderme *end* est mis à nu.

Les épaississements endodermiques sont en forme de croissants très nets, à convexité interne. Le péricycle *p* est double et scléreux. Au-dessous, on voit les faisceaux libériens et ligneux régulièrement alternes ; les premiers *l* arrondis, avec des tubes criblés polyédriques, d'égale section, les seconds *v* avec leurs plus larges vaisseaux internes. Plus intérieurement, dans le conjonctif, on trouve d'autres larges vaisseaux *m*, isolés pour la plupart, et entourés de gaines fibreuses *gf* qui se distinguent nettement du parenchyme environnant *c* formé de cellules épaissies, mais arrondies, et laissant entre elles des intervalles méatiques. Tous ces vaisseaux occupent une zone périphérique circonscrivant une moelle centrale.

Étudions maintenant le développement de cette racine d'*Agave americana* sur des coupes successives faites de son extrémité vers la base.

Une première coupe transversale menée immédiatement au-dessus de la coiffe offre, dans le cylindre central, au bord interne du péricycle : 1° les faisceaux libériens à peine ébauchés et composés seulement chacun, à ce niveau, d'un petit nombre de cellules polyédriques, au centre desquelles une cellule plus grande, plus fortement colorée par le carmin aluné, représente la cellule-mère des tubes criblés ; 2° en alternance avec eux, des amas

Digitized by Google

de petites cellules se cloisonnant çà et là en direction radiale, et où sont en voie de différenciation les vaisseaux primaires.

Ces groupes libériens et vasculaires primitifs occupent une zone circulaire sous-péricyclique qui enveloppe une moelle à cellules arrondies.

A ce niveau, on voit déjà quelques-unes de ces cellules médullaires se distinguer des autres par la largeur de leur diamètre.

Plus haut, on constate que les vaisseaux primitifs sont complètement différenciés et lignifiés. Les larges cellules conjonctives sont plus nombreuses : elles occupent la pointe interne des faisceaux ligneux, le bord interne du liber, et sont situées plus ou moins profondément à la périphérie de la moelle. Après s'être allongées et élargies, elles s'épaissiront et deviendront autant de vaisseaux. Quand elles ont atteint leur diamètre définitif, un certain nombre de cellules parenchymateuses qui les entourent se divisent en différents sens pour donner les fibres périvasculaires.

A cause de leur origine, de leur différenciation tardive qui a lieu après que celle des vaisseaux primitifs est achevée, tous ces larges vaisseaux de la couche périmédullaire doivent être regardés comme des vaisseaux primaires de seconde formation, ou vaisseaux de métaxylème.

Toutes ces productions vasculaires et fibreuses qui prennent naissance dans le cylindre central en augmentent nécessairement le volume. Aussi voit-on, pendant toute la durée de leur évolution, l'endoderme et le péricycle demeurer minces et se cloisonner radialement.

La sclérification du cercle endodermique n'a lieu que lorsque la différenciation du corps central est complète ; elle coïncide avec la lignification des vaisseaux de métaxylème et celle de leur gaine de cellules fibreuses. L'apparition des fibres corticales est postérieure, ainsi que l'épaississement du conjonctif central.

La racine de l'*A. attenuata* se prête à une description analogue.

Dans la racine d'*A. glauca*, d'après M. Olivier (1), le manchon fibreux cortical recouvre directement l'endoderme, sans

(1) L. Olivier : *Recherches sur l'appareil tégumentaire des racines.* (An. sc. nat. Bot. 6e série, t. XI, 1889, p. 44).

Digitized by Google

interposition d'une assise amincie ; cette zone sclérifiée comprend d'ordinaire de six à sept ou même huit assises de cellules.

C'est également la disposition que j'ai trouvée réalisée dans la racine du *Yucca gloriosa*. Autour de l'endoderme règne une couche de sept à huit rangées de fibres à épaississements concentriques. Le péricycle et le conjonctif central sont fortement épaissis. Les faisceaux libériens offrent de larges tubes criblés occupant surtout leur bord interne. Des vaisseaux de métaxylème à grand diamètre sont disséminés dans toute la masse médullaire, isolés ou réunis deux à deux. Comme ils sont très nombreux et très rapprochés les uns des autres, leurs gaines fibreuses arrivent presqu'au contact, et se distinguent moins nettement du peu de parenchyme interposé.

Il n'y a rien à signaler de particulier dans la racine du *Yucca aloifolia*, qui présente une structure absolument semblable.

Si l'on examine une des racines latérales insérées sur la souche du *Cohnia flabelliformis*, on voit, au-dessous de l'assise pilifère dont les éléments sont en voie de désagrégation, un appareil tégumentaire externe constitué par l'épaississement et la lignification de la membrane épidermoïdale et des cellules corticales sous-jacentes. Les deux assises profondes de l'écorce, superposées à l'endoderme, sont fibreuses : ces fibres ont leur paroi interne épaissie au maximum. Les cellules endodermiques présentent le même aspect, mais sont plus petites.

L'appareil tégumentaire externe se détruit peu de temps après la chute de l'assise pilifère, et l'écorce exfoliée n'est plus représentée que par ses deux assises fibreuses internes qui adhèrent fortement à l'endoderme. Dans la nature, les racines latérales de *C. flabelliformis* sont le plus souvent privées de presque toute leur écorce et réduites à leur cylindre central protégé par l'endoderme et les deux assises de fibres corticales profondes.

Nous avons représenté dans la fig. 6 de la pl. II, l'aspect, en coupe transversale, de cette gaine protectrice, ainsi que la structure du cylindre central.

Le péricycle sclérifié *p* se compose d'une couche de huit à dix assises cellulaires. Les deux ou trois rangées les plus externes ont un aspect spécial : leurs éléments polyédriques, mais étirés

Digitized by Google

radialement, forment, sur la coupe transversale, une sorte de réseau fibreux circulaire, au-dessous duquel viennent les autres cellules péricycliques arrondies et étroitement pressées les unes contre les autres. De ce péricycle on passe graduellement à une zone de conjonctif périmédullaire *z* dont les cellules, à contour polygonal, offrent des parois épaisses. C'est dans ce conjonctif que sont plongés les éléments du bois et du liber.

Les faisceaux libériens *l* se présentent comme des masses ovales de tubes criblés et de cellules libériennes. Les tubes criblés sont remarquables par la largeur de leur diamètre; au nombre de trois à six, ils occupent les deux tiers internes de l'épaisseur du faisceau.

Les faisceaux du bois *v* alternent régulièrement avec ceux du liber. Contre leur bord externe, on observe toujours un certain nombre de cellules péricycliques restées minces. Parmi les faisceaux ligneux, les uns ne renferment que des vaisseaux de première formation; à ceux-ci on voit ailleurs s'accoler de larges vaisseaux de métaxylème qui prolongent les faisceaux vers l'axe de la racine. Dans la zone scléreuse périmédullaire, les grands vaisseaux de métaxylème sont du reste très nombreux; isolés ou par groupes de deux ou trois, ils correspondent en direction radiale aux faisceaux libériens ou aux séries vasculaires externes.

Il ne paraît pas y avoir ici de fibres spéciales autour des vaisseaux qui sont directement plongés dans le parenchyme.

La moelle centrale *c* est molle. Elle contient un ou deux vaisseaux de métaxylème *m* autour desquels les cellules médullaires ont épaissi leurs parois et forment des gaines solides *gf*. Ces vaisseaux centraux sont isolés; je n'en ai jamais observé plus de deux.

Remarquons que déjà les caractères tirés de la structure de la racine nous permettent d'éloigner le *Cohnia flabelliformis* des *Cordyline*. D'après M. Cerulli, en effet, les gros vaisseaux de la racine des *Cordyline* sont tous réunis à la périphérie du parenchyme médullaire; la partie centrale en est privée et constitue une véritable moelle. De plus, d'après le même auteur, il y a défaut absolu, chez les *Cordyline*, de zone scléreuse dans la couche interne de l'écorce. Or, nous venons de constater

Digitized by Google

dans la racine du *C. flabelliformis* des faits précisément inverses : ici la moelle centrale contient de larges vaisseaux, et il existe à la face profonde de l'écorce une double assise fibreuse adhérente à l'endoderme.

La racine du *Dioscorea sativa* peut être rapprochée de celle du *C. flabelliformis* parce que ses vaisseaux de métaxylème, remarquables également par leur large lumière, ne sont pas entourés de fibres spéciales : autour d'eux, les cellules de parenchyme sont seulement un peu plus scléreuses. Elle en diffère en ce que ces vaisseaux occupent tout le conjonctif central épaissi et homogène. De même, l'appareil protecteur est moins développé : la couche corticale interne ne se sclérifie pas ; le péricycle, beaucoup moins épais, forme seulement un arc fibreux autour du bord externe de chacun des faisceaux libériens.

Dans toutes les racines que je viens de décrire, la couche tégumentaire de l'écorce, quand elle existe, prend naissance après la lignification de l'endoderme. Chez les Aloïnées, c'est l'inverse qui se produit.

Je prendrai d'abord comme exemple le *Lomatophyllum borbonicum*. J'ai déjà signalé (1) le grand développement de métaxylème qu'offre la racine de cette espèce et l'extrême irrégularité, la singulière asymétrie que donne à sa structure la présence de tous ces vaisseaux de seconde formation.

J'ai pu suivre l'évolution progressive de cette racine. Elle a lieu, dans ses traits généraux, comme pour l'*Agave americana;* mais quelques autres faits intéressants peuvent y être notés, qui permettent de s'expliquer la structure de la racine adulte.

En faisant une coupe transversale d'une jeune racine au niveau de la région pilifère, c'est-à-dire à un niveau où généralement toute racine a acquis sa structure primaire, on voit dans le cylindre central des faisceaux libériens et ligneux, au nombre de vingt-deux, régulièrement alternes, adossés à un péricycle simple, et rangés circulairement au-dessous de lui. Les faisceaux ligneux, comme les faisceaux libériens, complètement

(1) H. Jacob de Cordemoy ; *Bul. Soc. Bot. de France.* (Séance du 13 janvier 1893).

Digitized by Google

différenciés, sont très réduits et composés d'un nombre restreint d'éléments. Le reste du cylindre central est occupé par un conjonctif relativement fort abondant et formé de cellules arrondies, à parois minces. A ce niveau, on voit certaines cellules de ce conjonctif se différencier et augmenter leur diamètre. Ces larges cellules sont les unes au voisinage du bord interne d'un grand nombre des faisceaux ligneux primitifs ou de protoxylème, tandis que les autres occupent le bord interne de certains faisceaux libériens dont elles sont séparées par quelques assises cellulaires normales ; d'autres encore sont plus profondément situées et rapprochées du centre de la moelle. Ce sont ces cellules qui, après avoir augmenté leur diamètre, vont s'allonger suivant l'axe de la racine, se superposer, épaissir leur membrane et se différencier en autant de vaisseaux de métaxylème. Quand plusieurs de ces vaisseaux prennent naissance soit au-dessous du bois, soit au-dessous du liber, leur développement est nettement centrifuge, les derniers formés étant les plus externes et les plus larges. Cette loi n'est pas applicable aux groupes vasculaires situés plus intérieurement.

Autour de tous ces vaisseaux en voie de différenciation, un certain nombre de cellules de parenchyme se divisent en divers sens : de ce cloisonnement résultent les cellules fibreuses.

Une racine adulte, complètement différenciée, présente, en coupe transversale, la constitution suivante :

L'écorce est enveloppée par une couche subéreuse épaisse. Ce liège à développement centripète prend naissance dans la troisième assise corticale au-dessous de la membrane épidermoïdale. Les assises corticales internes *ec* (fig. 2, pl. I) qui surmontent l'endoderme sont fortement sclérifiées, et on voit que cette sclérification gagne peu à peu la zone moyenne et externe de l'écorce.

Le cercle endodermique *end* commence seulement à s'épaissir en certains points; sa lignification est, comme on le voit, postérieure à celle des éléments corticaux qui lui sont extérieurs. Le péricycle *p* simple a toutes ses cellules minces.

Les faisceaux du bois et du liber sont séparés par des bandes fibreuses radiales ; mais ces fibres ne viennent pas au contact des vaisseaux dont elles sont séparées par une assise de cellules à parois minces. Ces cellules ne sont que des éléments fibreux non encore épaissis, car on les voit se sclérifier çà et là très tardivement.

Digitized by Google

Cependant elles persistent très longtemps autour des vaisseaux et rappellent par leur aspect et leurs parois brillantes les cellules libériennes.

Les faisceaux ligneux *v* allongés suivant le rayon du cylindre central, sont composés chacun d'une seule file de vaisseaux. Quelques-uns de ces faisceaux sont formés de trois ou quatre vaisseaux seulement, d'autres en comprennent jusqu'à six ou sept. Dans les uns, les vaisseaux vont continuellement en s'élargissant du bord externe au bord interne; ce sont des faisceaux normaux primaires, à moins qu'un seul large vaisseau de seconde formation ne se soit fixé à leur pointe interne. On en observe d'autres, dont la région moyenne est occupée par les vaisseaux à plus large lumière : ceux-ci sont alors de composition mixte, formés, dans leur moitié externe, de protoxylème à développement centripète, et, dans leur moitié interne, de métaxylème à développement centrifuge. Parfois, tous les éléments d'un même faisceau ligneux ne constituent pas une file rayonnante continue : les vaisseaux de métaxylème sont indépendants des vaisseaux de première formation et séparés d'eux ou les uns des autres par une couche de cellules, fibreuses ou non.

Le cylindre central renferme encore d'autres vaisseaux de métaxylème; à une certaine distance du bord interne du liber, interposés aux deux faisceaux ligneux consécutifs, on voit des groupes de deux, trois ou quatre vaisseaux dont le développement, comme nous l'avons dit, est centrifuge, et qui forment chacun une sorte de trait d'union entre deux faisceaux du bois. En d'autres termes, le bois figure les deux branches d'un V, entre lesquelles est placé le liber. Parfois, ce métaxylème sous-libérien est déjeté un peu latéralement et vient s'appuyer contre l'un des faisceaux ligneux voisins, lequel prend une direction générale oblique sur le rayon du cylindre central. D'autres fois encore, plusieurs faisceaux ligneux et libériens consécutifs se trouvent réduits, ou peu s'en faut, à leurs éléments de première formation; mais à une faible distance de leur bord interne, on observe une file irrégulière de vaisseaux de métaxylème disposés à peu près suivant une sécante du cercle péricyclique laissant en dehors d'elle les faisceaux précédents.

Enfin, d'autres vaisseaux de métaxylème *m*, plus intérieurement

Digitized by Google

situés, sont disséminés dans la zone périmédullaire qu'ils ne franchissent jamais. Ces vaisseaux sont réunis par groupes de deux ou plusieurs éléments : dans un même groupe leur diamètre est variable et leur développement ne paraît pas affecter une direction constante.

Tous ces vaisseaux de métaxylème sont entourés d'abord d'une ou deux assises de cellules polygonales minces, à parois brillantes comme les cellules libériennes, et en dehors, d'une gaine de fibres *gf* qui se distinguent des cellules épaissies du conjonctif par leur diamètre plus petit, et l'absence des méats entre elles. Ces cellules et ces fibres périvasculaires proviennent, nous l'avons dit, du cloisonnement d'un certain nombre d'éléments parenchymateux.

Les faisceaux libériens primitifs se composent de petits groupes égaux de tubes criblés. Dans la racine âgée, les faisceaux du liber *l* offrent deux aspects différents. Les uns sont allongés et atteignent presque la longueur des files rayonnantes de vaisseaux : il en est ainsi lorsqu'il ne se différencie pas de métaxylène sous-libérien. Les autres sont des masses cunéiformes occupant l'espace triangulaire compris entre les branches des V ligneux. Il est permis de supposer d'après cela que, dans le premier cas, il s'est différencié, au bord interne du liber primitif, du liber de seconde formation ou métaphloème ; d'où le prolongement des faisceaux libériens vers l'axe de la racine. Autrement dit, au bord interne du liber primitif ou protophloème de la racine du *L. borbonicum* il se produirait toujours soit du métaxylème soit du métaphloème. Les tubes criblés ont ici des sections polygonales et isodiamétriques.

Tous les détails énumérés dans la précédente description ont été nettement indiqués sur la figure 2 de la planche I.

L'étude du développement montre que la lignification commence simultanément dans le conjonctif central et dans les assises corticales superposés extérieurement à l'endoderme; puis ce sont les gaines fibreuses périvasculaires qui se sclérifient. Quant à l'endoderme, son épaississement est, avons-nous dit, très tardif. En un mot, on voit que c'est le contraire de ce qui a lieu dans l'*Agave*.

La racine d'*Aloe arborescens*, à côté de caractères bien par-

Digitized by Google

ticuliers, offre certains traits de ressemblance avec celle du *L. borbonicum*. De même que dans le *Lomatophyllum*, l'écorce est protégée par une couche de liège périphérique, la couche corticale profonde est lignifiée, et l'endoderme ne s'épaissit que très tardivement.

Mais il ne paraît pas se produire de métaphloème en-dedans du liber primitif. Les vaisseaux de métaxylème ne sont pas localisés dans une zone périmédullaire; ils sont répandus dans tout le conjonctif central, et sont le plus souvent isolés. Les cellules conjonctives qui les entourent se divisent, et les éléments qui en résultent se différencient non seulement en fibres, mais encore en *petits faisceaux de tubes criblés de seconde formation qui accompagnent les vaisseaux de métaxylème.*

La fig. 4 de la pl. I représente un de ces groupes cribro-vasculaires. On y voit un vaisseau central *m*, et deux petits faisceaux cribreux *l*, dont l'origine est la même que celle des fibres de la gaine fibreuse *gf*.

Il y a dans le développement de la racine de l'*Aloe arborescens* une phase intéressante où les vaisseaux primitifs étant complètement différenciés, les vaisseaux de métaxylème s'en distinguent nettement parce qu'ils n'ont pas encore épaissi leur paroi et qu'ils sont séparés des fibres externes de leur gaine, déjà lignifiées, par une assise cellulaire mince. C'est une disposition transitoire qui a une grande analogie avec celle que nous avons rencontrée dans la racine du *L. borbonicum*, avec cette différence qu'elle persiste beaucoup plus longtemps dans cette dernière espèce. Le développement permet encore d'observer que la sclérification des fibres périvasculaires précède celle du conjonctif.

Dans une racine âgée d'*A. arborescens*, on voit donc, au milieu du conjonctif central scléreux, des groupes cribro-vasculaires entourés chacun par une masse fibreuse distincte.

La présence de ces groupes ainsi qu'un certain nombre de caractères communs au *Lomatophyllum* et au *Dracœna* que nous allons étudier, nous permettent de rapprocher, au point de vue de la structure de la racine, la tribu des Aloïnées de celle des Dracœnées.

Digitized by Google

II. — Racines possédant un accroissement secondaire

Des tissus secondaires n'ont guère été décrits jusqu'ici que dans la racine de quelques *Dracœna*. Pour ma part, je n'en ai point rencontré ailleurs.

Il importe du reste de distinguer dans la racine des *Dracœna* la structure primaire et la structure secondaire.

1. *Structure primaire.*

Je prends comme type le *Dracœna marginata* (fig. 1, pl. I). Le péricycle *p*, simple sur une partie de son étendue, est, sur l'autre, composé de cinq à huit assises de cellules lignifiées. Je laisse de côté, pour le moment, la question des rapports qu'offre ce péricycle avec la zone secondaire qui est ici corticale.

Au-dessous de lui sont rangés les faisceaux du bois et ceux du liber qui ont une grande analogie avec ceux du *Lomatophyllum*. Les faisceaux ligneux *v* comprennent des séries radiales de vaisseaux dont les plus larges occupent parfois la région moyenne du faisceau. Les vaisseaux d'une même série, contigus ou séparés les uns des autres par des fibres, constituent dans leur ensemble un faisceau de composition mixte, avec du protoxylème dans sa portion externe et du métaxylème dans sa portion interne. On observe également des groupes de larges vaisseaux de métaxylème au voisinage du bord interne du liber, avec une couche fibreuse interposée. Dans le conjonctif médullaire enfin, sont disséminés d'autres grands vaisseaux *m*, plus nombreux et plus rapprochés à la périphérie, plus clairsemés dans la zone centrale. Tous les vaisseaux de métaxylème sont entourés de gaines fibreuses épaisses *gf*.

La remarque que nous avons faite au sujet du *Lomatophyllum* peut être répétée pour les *Dracœna*. Les faisceaux libériens *l*, quelquefois très allongés radialement, sont bien moindres quand du métaxylème s'est développé au-dessous d'eux. Dans les premiers, sans doute, au protophloème se trouve adjoint du métaphloème. Les vaisseaux de métaxylème, ceux de la périphérie comme ceux du centre, sont très souvent accompagnés de groupes

Digitized by Google

cribreux représentant du métaphloème (fig. 3, pl. I, *l*). Ces groupes, qui se détachent comme des îlots de tissu mince des masses fibreuses *gf* qui entourent les vaisseaux *m*, ont même origine que ces fibres ; ils proviennent de la différenciation des cellules produites par cloisonnement du conjonctif périvasculaire, et dont les unes se sont transformées en tubes criblés, les autres en éléments fibreux.

Ces transformations identiques, comme on le voit, à celles qui ont lieu dans l'*Aloe arborescens*, sont tardives, postérieures à la différenciation primitive de la racine. Aussi, doit-on regarder les groupes cribro-vasculaires répandus dans le conjonctif central épaissi de la racine du *Dracœna marginata* et de l'*Aloe arborescens* comme étant constitués par des éléments primaires de seconde formation.

2. *Structure secondaire.*

Schacht (1) constata le premier un accroissement secondaire dans la racine du *Dracœna Draco.*

En 1858, Caspary (2) fit des observations analogues sur le *Dracœna marginata*, le *D. reflexa* et le *D. fruticosa* ; il établit que la couche cambiale d'où dérivent les tissus secondaires prend naissance entre l'endoderme (gaine protectrice, *Schutzscheide*) et le cercle des faisceaux du centre. C'est la région qu'on nomme actuellement le péricycle. Caspary décrivit, en outre, la rupture de l'endoderme consécutive à l'accroissement diamétral du cylindre central.

En 1868, Wossidlo (3) constata un épaississement secondaire dans une autre espèce, le *D. rubra* où, dit-il, se forme une couche ligneuse comparable à celle de la tige.

Des recherches de Strasburger (4) sur le *Dracœna reflexa* il résulte que les formations secondaires peuvent aussi bien se développer dans l'écorce que dans le péricycle, et que le cambium apparaît d'abord dans le péricycle au sommet de la

(1) Schacht : *Anat. und Physiol. der Gewächse*. II, p. 43.

(2) R. Caspary : *Die Hydrilleen* (Pringsheim's Jahrbücher. I. p. 46).

(3) Wossidlo : *Loc. cit.*, p. 28.

(4) Strasburger : *Das Bot. Practicum*. 1884. — *Histologische Beiträge*. III 1891.

Digitized by Google

tige, et passe plus haut à l'extérieur de l'endoderme dans la zone corticale.

M. Morot (1), dans son Mémoire sur le péricycle, admet que les tissus secondaires qui, normalement, sont d'origine péricyclique, peuvent exceptionnellement prendre naissance dans l'écorce. Il a constaté des cas de ce genre dans le *D. marginata* et le *D. reflexa*.

Enfin, MM. Scott et Brebner (2) publièrent récemment de nouvelles observations sur les racines de divers *Dracœna* (*D. fragrans, D. Draco, D. angustifolia*). Pour eux, l'écorce prend une part importante dans la formation des tissus secondaires. Ceux-ci sont entièrement péricycliques à la base d'une radicelle ; mais à une certaine distance de ce point, le cambium se trouve situé tout entier dans l'écorce, et par conséquent les tissus d'épaississement sont en dehors de l'endoderme. Dans la région de transition, ces tissus occupent les deux côtés du cercle endodermique ; les vaisseaux primaires et secondaires sont alors reliés par des faisceaux de trachéides qui traversent l'endoderme.

Mes observations sur la racine adventive du *Dracœna marginata* confirment celles de MM. Scott et Brebner, et me conduisent à admettre que l'écorce joue un grand rôle dans la formation de la couche d'épaississement.

Le fragment de racine que j'ai examiné avait 72^{mm} de diamètre et une longueur de 5^{cm} environ. Le diamètre du cylindre central était de 6^{mm}, la zone secondaire ligneuse s'étendait régulièrement tout autour du corps central avec une épaisseur partout égale de 31^{mm}.

Ainsi, les tissus secondaires se trouvent ici tout entiers dans l'écorce. En coupe transversale, on voit, comme je l'ai dit plus haut, le péricycle, simple sur une partie de son étendue, composé sur l'autre de cinq à huit assises cellulaires lignifiées et ponctuées. L'endoderme (*end*, fig. 1, pl. I), avec épaississements en fer à cheval, présente, au niveau de cette couche péricyclique, des solutions de continuité par où passent

(1) Morot : *Loc. cit.* p. 248.
(2) Scott et Brebner : *Loc. cit.* p. 36.

Digitized by Google

de petits groupes de trachéides très courtes reliant les faisceaux vasculaires aux faisceaux secondaires corticaux.

Ces faits étant les mêmes sur une longueur de plusieurs centimètres de la racine, aucune radicelle ne prenant naissance dans le voisinage, j'ai dû expliquer (1) ces communications entre le cylindre central et l'écorce secondaire, à travers l'endoderme, de la façon suivante : la multiplication des éléments péricycliques disposés sur un arc de cercle d'une certaine étendue, augmentant le volume du cylindre central, a fait naître une pression qui a rompu le cercle endodermique en plusieurs points : deux cellules voisines de l'endoderme se sont écartées l'une de l'autre sous l'effort de la pression, laissant ainsi libre la communication entre le cylindre central et la zone corticale. En face de ces solutions de continuité de l'endoderme, les cellules péricycliques ont proliféré pour donner de courtes trachéides qui sont venues se mettre en rapport d'une part avec les vaisseaux primaires, d'autre part avec les faisceaux secondaires. Le relèvement vers l'extérieur des cellules de l'endoderme qui bordent la fissure produite dans cette assise témoigne de la poussée locale du péricycle de dedans en dehors.

La rupture de l'endoderme est donc ici toute mécanique et a lieu sous l'effort d'une pression interne. Cet endoderme, en effet, même dans les racines jeunes, où il n'y a encore aucune trace de formations secondaires, est absolument continu, et tous ses éléments sont fortement épaissis en fer à cheval. On ne peut donc admettre, dans le présent exemple, que des cellules endodermiques restées minces se soient cloisonnées par places, comme l'a vu M. Morot; par suite, les faisceaux de trachéides intermédiaires qui traversent l'endoderme sont bien d'origine péricyclique.

Si l'on ne peut nier que, dans bien des cas, le méristème soit situé dans le péricycle, on voit, en somme, que loin d'être une exception, la présence des tissus secondaires dans l'écorce est, au contraire, un fait assez général. D'après les résultats publiés par MM. Scott et Brebner, et les observations que je viens d'exposer sur la racine du *Dracœna marginata*, les forma-

(1) H. Jacob de Cordemoy : *Bul. Soc. Bot. de France.* (Séance du 24 février 1893).

Digitized by Google

tions secondaires, dans plusieurs espèces de *Dracœna* du moins, se développent en majorité dans l'écorce; à la base des radicelles seulement, elles apparaissent dans le péricycle qui est le lieu d'origine normal de ces radicelles.

Les tissus secondaires commencent immédiatement à l'extérieur de l'endoderme. Ils se composent d'un parenchyme scléreux (fig. 1, *ps*) dont les éléments à parois finement ponctuées, sont disposés en files radiales qui viennent toutes s'appuyer sur le cercle endodermique. Cette masse parenchymateuse secondaire est limitée à l'extérieur par un méristème à activité permanente d'où dérivent le parenchyme lui-même et les faisceaux qu'il contient, ainsi qu'une certaine quantité de cellules secondaires, rejetées en dehors, et qui repoussent continuellement la couche corticale primaire protégée par du liège à développement centripète.

Les faisceaux *fs* nés par cloisonnement de certaines cellules du parenchyme secondaire sont formés de trachéides et de tubes criblés. Les premiers différenciés sont situés tout contre l'endoderme, ils sont rangés en cercles concentriques assez irréguliers et s'anastomosent surtout dans le sens radial.

Ces tissus secondaires étant identiques dans la racine et dans la tige, le mode de fonctionnement du méristème, la structure et le développement des faisceaux secondaires étant semblables dans les deux membres, j'exposerai tous les détails que comportent ces diverses questions lorsque je ferai l'anatomie de la tige.

RÉSUMÉ DU CHAPITRE I.

Les résultats obtenus dans ce premier chapitre peuvent être condensés en quelques lignes.

Les Monocotylédones dont l'appareil végétatif est toujours pourvu de formations secondaires, n'en ont pas, pour la plupart, dans leurs racines : de là un premier groupe. Nous avons placé à part le seul genre *Dracœna* dont plusieurs espèces possèdent des racines qui s'épaississent secondairement.

Nous avons reconnu dans la structure primaire de toutes ces racines un développement important de métaxylème, c'est-à-dire d'un ensemble de vaisseaux de seconde formation différenciés

Digitized by Google

tardivement aux dépens de certaines cellules du conjonctif central. Les faisceaux de métaxylème à différenciation centrifuge occupent le bord interne des faisceaux ligneux primitifs ou de protoxylème, qu'ils prolongent vers l'axe de la racine, sont situés au bord interne du liber, et sont, en outre, répandus dans une zone périmédullaire (*Agave*, *Lomatophyllum*) ou disséminés plus ou moins uniformément dans tout le conjonctif central (*Yucca*, *Aloe*, *Dracœna*, *Cohnia*, *Dioscorea*). Autour de ces vaisseaux de métaxylème un certain nombre de cellules conjonctives se cloisonnent; les éléments qui en résultent se différencient soit uniquement en fibres périvasculaires (*Agave*, *Yucca*, *Lomatophyllum*), soit en fibres et tubes criblés accompagnant les vaisseaux de seconde formation (*Aloe arborescens*, *Dracœna*). Ces tubes criblés sont aussi de seconde formation, et constituent du métaphloème. Pour les raisons que nous avons indiquées, du métaphloème paraît se développer également en dedans de certains faisceaux libériens primitifs, dans le *Lomatophyllum* et le *Dracœna*.

Dans le *Dioscorea* et le *Cohnia* il n'y a pas de gaines fibreuses particulières autour des vaisseaux de métaxylème.

Si maintenant nous passons aux tissus secondaires des racines de *Dracœna*, nous voyons que leur présence dans l'écorce est beaucoup plus fréquente qu'on ne l'a prétendu. Dans plusieurs espèces de *Dracœna* les formations secondaires se trouvent, en majeure partie, dans l'écorce. La racine de *Dracœna marginata* que j'ai examinée, offrait une zone secondaire large, située tout entière en dehors de l'endoderme. Dans cet exemple, le péricycle, demeuré actif sur une certaine étendue, avait rompu par pression le cercle endodermique; en face des solutions de continuité, les cellules péricycliques avaient proliféré et donné naissance à des faisceaux de courtes trachéides qui, traversant l'endoderme, mettaient en relation les faisceaux ligneux primaires avec les faisceaux secondaires corticaux.

Digitized by Google

Chapitre II

L'APPAREIL VÉGÉTATIF

L'appareil végétatif de la plupart des Monocotylédones à accroissement secondaire se compose de deux parties, l'une souterraine, le rhizome, et l'autre aérienne, la tige Nous avons pourtant décrit une Dracœnée, le *Cohnia flabelliformis*, dont la tige est implantée sur une souche ou faux rhizome qui repose sur le tronc des vieux arbres ou sur le sol, au pied de ces arbres.

Les deux parties de l'appareil végétatif, quand elles sont toutes les deux pourvues de formations secondaires, ont, dans une même plante, la même structure fondamentale. Leur description ne doit donc pas être séparée.

Mais, tandis que chez certaines de ces Monocotylédones, tout le parenchyme secondaire se lignifie et devient scléreux, chez d'autres ce même tissu n'épaissit pas ses parois et reste mou. De là deux groupes d'autant plus distincts, que dans chacun de ces cas le tissu parenchymateux joue un rôle spécial.

Je vais étudier successivement l'appareil végétatif dans les deux groupes ainsi définis.

I. — Monocotylédones a parenchyme secondaire lignifié

Je prendrai comme type le *Dracœna ferrea* dont j'ai pu avoir des tiges à des états très divers de développement. Sur la section d'une tige de 6^{cm} de diamètre, on peut distinguer trois régions : une région externe corticale épaisse de 2^{mm}, une zone ligneuse moyenne de 25^{mm} de largeur, et, au centre, un petit cylindre de tissu conjonctif n'ayant que 3^{mm} de rayon, et contenant l'ensemble des faisceaux foliaires. On voit quelques-uns de ces faisceaux traverser la couche ligneuse pour se rendre aux feuilles.

Digitized by Google

Structure primaire. — Je décrirai d'abord les tissus de formation primaire, c'est-à-dire le conjonctif central (1) et les traces foliaires qu'il renferme.

En coupe transversale on distingue dans ce conjonctif deux ordres de faisceaux. Les uns occupent surtout la région centrale et se composent de vaisseaux annelés et spiralés situés à leur bord interne et accompagnés de nombreuses cellules ligneuses. Des tubes criblés et des cellules libériennes, surmontés d'arcs fibreux, complètent extérieurement les faisceaux. Tous les éléments qui précèdent proviennent de la différenciation des cellules procambiales. Les faisceaux sont, en outre, protégés par une ou deux assises de cellules conjonctives épaissies.

Au centre, parmi ces faisceaux, mais surtout à la périphérie du cylindre de conjonctif, on en observe d'une autre sorte. Dans ceux-ci, l'élément ligneux est représenté uniquement par des trachéides absolument semblables aux fibres qui recouvrent le liber dans les autres faisceaux; ces trachéides forment un cercle complet autour du groupe libérien. Des cellules conjonctives épaissies doublent extérieurement le cercle de trachéides.

Entre ces deux types fasciculaires bien tranchés, il y a des formes de passage contenant à la fois des vaisseaux et des trachéides.

On sait, en effet, depuis les travaux de Mohl, que chaque trace foliaire, partie de la base d'une feuille, pénètre dans l'intérieur de la tige en décrivant une courbe à convexité interne,

(1) Il était d'usage jusqu'ici de regarder les faisceaux foliaires des Monocotylédones comme étant disséminés au milieu de la moelle. M. Flot, dans un travail de publication récente (An. sc. nat. Bot., 7e série, t. XVIII), n'admet pas cette manière de voir. Il a montré, en effet, que le plérome de Hanstein dérive, au sommet végétatif, d'une cellule initiale qui, par segmentations latérales et basilaires, donne naissance à des tissus bien distincts. Les segments latéraux fournissent le *méristème vasculaire* aux dépens duquel se différencient les faisceaux et le *conjonctif externe* qui comprend lui-même le péricycle, les rayons et la *zone périmédullaire*. Les segments basilaires produisent le *conjonctif central* représentant la plus grande partie de la moelle des autres auteurs : il ne s'y forme jamais de faisceaux.

D'après cela, dans les *Dracœna*, par exemple, et les genres voisins, le conjonctif central n'existerait pas ou se réduirait à rien. Le conjonctif où sont plongés les faisceaux serait le conjonctif externe de M. Flot. Nous l'appelons conjonctif central afin d'exprimer simplement qu'il occupe le centre de la tige.

Digitized by Google

puis se rapproche graduellement de la périphérie où son trajet devient presque vertical. Mohl avait aussi reconnu que dans tout ce parcours le faisceau changeait de structure et qu'il devenait plus fibreux à son extrémité inférieure.

Cette variation de structure des traces foliaires peut être suivie aisément dans le *Dracœna* et quelques genres voisins ; et l'on peut en donner la description générale suivante.

Le faisceau foliaire réalise le premier type de structure, c'est-à-dire le type libéroligneux normal, depuis la base de la feuille jusqu'au point où, après avoir traversé l'écorce et la couche secondaire, il décrit sa courbe interne. Là, il commence à se modifier : on voit se former entre les vaisseaux et le liber, aux dépens des cellules ligneuses, des trachéides disposées suivant un arc de cercle qui embrasse dans sa concavité le tissu cribreux et vient se joindre par ses extrémités à l'arc fibreux externe. Telle est la constitution d'une forme de passage.

En suivant le même faisceau foliaire dans son trajet inférieur et périphérique, on voit peu à peu les vaisseaux disparaître définitivement, le cercle de trachéides se dessiner de plus en plus, se régulariser, et on arrive au second type de structure, celui où le faisceau n'offre plus qu'un cercle de trachéides contenant au centre des tubes criblés et des cellules libériennes.

Les figures 8, 9 et 10 de la planche II donnent une idée exacte de ces transformations successives d'une même trace foliaire qui sont identiques dans la tige des *Dracœna* et celle du *Cohnia flabelliformis*.

En somme, il n'y a aucune différence anatomique entre les trachéides et les fibres externes des faisceaux vasculaires. Nous venons de les voir s'unir pour former un ensemble homogène; elles jouent, en partie, le même rôle, celui de soutien pour la tige.

Ajoutons qu'on observe souvent, sur les coupes transversales, au milieu des faisceaux à trachéides de la périphérie, des faisceaux vasculaires qui vont traverser la couche ligneuse pour se diriger vers les feuilles.

Cependant ces traces foliaires ne sont pas isolées dans le conjonctif central : celles qui proviennent des feuilles supérieures

Digitized by Google

s'anastomosent, après un parcours plus ou moins long, avec les faisceaux issus des feuilles plus inférieures. Toutes les traces foliaires ne parviennent donc pas jusqu'au bas de la tige. Il en résulte qu'aux différents niveaux d'une même tige le nombre des faisceaux primaires est, sur les coupes, sensiblement le même.

Développement des faisceaux primaires. — Des coupes pratiquées dans la région feuillée de la tige, près du sommet végétatif, permettent de suivre le développement des traces foliaires.

Sur la coupe transversale du sommet d'un rameau de *Dracœna ferrea,* on voit que les faisceaux vasculaires qui occupent le centre du conjonctif sont les premiers différenciés ; la lignification de leurs éléments commence par les vaisseaux de leur pointe interne. Au milieu de ces faisceaux vasculaires, toujours dans la partie centrale, on observe des faisceaux à trachéides déjà nettement différenciés, mais dont les trachéides n'ont pas encore épaissi leurs parois. En cet état, les trachéides offrent l'aspect de larges cellules à contour polygonal.

Les faisceaux à trachéides sont de moins en moins différenciés à mesure qu'ils sont plus rapprochés de la périphérie du cylindre central. Les plus jeunes sont donc les plus extérieurs.

Du milieu des faisceaux à trachéides en voie de formation à la périphérie du conjonctif émergent des faisceaux vasculaires parfaits ; ils se dirigent vers l'écorce et se rendent à des feuilles plus ou moins voisines du niveau où a été faite la coupe.

Les faisceaux vasculaires du centre appartiennent à des feuilles placées au-dessus de ces dernières ; ils ont été coupés dans leur trajet courbe. Les faisceaux à trachéides qui sont au milieu d'eux proviennent de feuilles plus élevées encore ; ce sont des traces foliaires sectionnées au-dessous de leur portion courbe et déjà transformées.

Les autres faisceaux à trachéides, dont la différenciation est d'autant moins avancée qu'ils sont plus périphériques, représentent les extrémités inférieures de traces foliaires issues de feuilles situées de plus en plus haut, c'est-à-dire de plus en plus récentes. Les faisceaux les plus externes sont donc les traces foliaires venant des feuilles les plus jeunes du bourgeon terminal.

M. Millardet, ainsi que je l'ai dit dans la partie historique de

Digitized by Google

ce travail, distingue dans le conjonctif central de la tige des *Dracœna* deux ordres de faisceaux primaires : les uns, qu'il appelle faisceaux *axiles*, occuperaient le centre de la tige et seraient les véritables traces foliaires ; seuls ils contiendraient des vaisseaux. Les autres, qu'il nomme *périphériques*, après un trajet rectiligne dans les entre-nœuds inférieurs, convergeraient tous vers le centre en suivant la périphérie du bourgeon terminal. Ces faisceaux périphériques, « composés de liber seulement, » conserveraient pendant tout leur trajet rectiligne la même structure. Cependant, M. Millardet n'a pu voir comment ils se terminaient.

D'après les observations que je viens d'exposer sur la structure et le développement des faisceaux primaires de la tige du *Dracœna ferrea*, cette distinction en faisceaux axiles et faisceaux périphériques n'a aucune valeur. J'ai montré, en effet, que les faisceaux dont les éléments du bois sont représentés par des trachéides que M. Millardet appelle « fibres libériennes », existent tout aussi bien dans la région centrale qu'à la périphérie, où ils sont cependant plus nombreux, parce que là les traces foliaires ont en général achevé le changement de structure que j'ai décrit.

Quant à la notion des faisceaux périphériques appartenant en propre à la tige et se terminant sous le bourgeon terminal, elle est inexacte. De tels faisceaux purement caulinaires n'existent pas dans la tige primaire des Monocotylédones arborescentes.

Sur une coupe longitudinale d'un bourgeon terminal de *Dracœna*, on voit bien, comme le dit M. Millardet, des faisceaux, situés à la périphérie du cylindre central, après un certain trajet rectiligne, s'incurver vers le centre du bourgeon. Mais ce sont des faisceaux foliaires qui se rendent aux feuilles les plus jeunes et par conséquent les plus centrales du bourgeon. Les plus externes d'entre eux, c'est-à-dire les moins différenciés, sont destinés aux feuilles les dernières formées. Inférieurement, ces faisceaux, après un parcours rectiligne plus ou moins prolongé, s'anastomosent avec des traces foliaires issues de feuilles plus âgées.

Tout ceci concorde fort bien, comme on peut le remarquer, avec ce que nous a montré la coupe transversale.

Digitized by Google

Enfin, d'après M. Millardet, l'épaississement des parois commence sans exception par les vaisseaux de la pointe interne des faisceaux vasculaires qu'il a appelés axiles. Nos observations ont confirmé ce fait. Mais, ajoute-t-il, dans les faisceaux périphériques, cet épaississement débute au contraire par le côté externe. En réalité, ces faisceaux périphériques sont des faisceaux à trachéides dont nous avons fait connaître la constitution. Les cellules procambiales qui se différencient en trachéides élargissent leur diamètre et s'allongent suivant l'axe de la tige; elles sont toutes semblables entre elles. Leur épaississement commence indifféremment par un point quelconque du cercle qu'elles forment autour du paquet cribreux. Cette sclérification peut donc débuter par le côté externe; mais, le plus souvent, je l'ai vue apparaître tout d'abord du côté interne, comme c'est la règle pour les autres faisceaux.

Structure secondaire. — Le conjonctif primaire central conserve ses parois minces dans presque toute sa masse; il ne s'épaissit qu'autour des faisceaux foliaires, mais devient complètement scléreux entre les faisceaux à trachéides de la périphérie. En dehors s'étend la zone secondaire. Il n'y a pas de limite nette et bien tranchée entre les tissus primaires et les tissus secondaires. On passe graduellement des uns aux autres; d'autant plus que les faisceaux secondaires sont, on le sait, constitués de la même façon que les faisceaux primaires qui les précèdent, c'est-à-dire qu'ils ne contiennent que des trachéides associées à du tissu cribreux. La section des faisceaux primaires est arrondie, tandis que celle des faisceaux secondaires est assez régulièrement ovale; mais entre les deux, on observe une série de formes intermédiaires. Cependant le nombre des tubes criblés est constamment plus considérable dans les faisceaux primaires que dans ceux de la couche secondaire.

Après avoir produit les premiers faisceaux immédiatement en dehors du cylindre primaire, les cellules nées de l'activité du méristème secondaire se sont disposées en files radiales régulières. Leur membrane est épaissie et lignifiée, mais finement ponctuée. Les faisceaux secondaires, issus du cloisonnement de ces cellules, sont en quelque sorte plongés au milieu de cette masse

Digitized by Google

scléreuse. Très nombreux, séparés par de faibles couches parenchymateuses, ils peuvent être regardés comme alternant entre eux sur des cercles concentriques très rapprochés. On sait qu'ils sont sans relation avec les feuilles.

Tout faisceau secondaire (fig. 1, pl. I, *fs*) est, comme nous l'avons dit, composé de trachéides enveloppant complètement les tubes criblés et les cellules libériennes. Sa section figure un ovale allongé ; les trachéides se pressent sur plusieurs rangs aux deux extrémités du grand diamètre. Le groupe cribreux, placé au centre, est réduit à un très petit nombre d'éléments.

A la limite externe de la zone ligneuse secondaire, on observe un certain nombre de faisceaux à des stades très divers de différenciation. En dehors d'eux fonctionne la couche de méristème secondaire d'où dérive, en direction centrifuge, les tissus que nous venons d'examiner, et, en direction centripète, une couche épaisse de cellules en séries radiales, qui double intérieurement l'écorce primaire.

Celle-ci, par suite de l'accroissement diamétral dû à l'accumulation des tissus secondaires au-dessous d'elle, s'est aplatie contre le liège qui la protège extérieurement : toutes ses cellules sont étirées tangentiellement et se cloisonnent dans le sens radial.

Il nous faudrait maintenant étudier diverses questions relatives à cette structure secondaire. Ce sont d'abord le mode d'activité du méristème qui détermine l'accroissement en diamètre des tiges et des racines ; ensuite, le développement des faisceaux secondaires. En troisième lieu, nous devons fixer l'origine précise de la couche de méristème. Nous reprendrons chacune de ces questions après avoir décrit quelques autres espèces comparables au *Dracœna ferrea* par ce fait que leur parenchyme secondaire se lignifie.

Autres exemples. — La tige du *Dracœna marginata* et celle du *D. congesta* ne présentent rien de particulier. Leur constitution est absolument semblable à celle du *D. ferrea*.

Parmi les Aloïnées, les deux espèces de *Lomatophyllum* et certains *Aloe* ont avec les *Dracœna* des caractères anatomiques communs.

Digitized by Google

Le *Lomatophyllum borbonicum* possède, avons-nous dit, une tige qui peut atteindre des dimensions assez considérables. Les tissus secondaires sont plus développés et le cylindre de conjonctif central est moins large dans la partie souterraine que dans l'axe aérien. En tous cas, chez les Aloïnées, à l'encontre de ce qui a lieu dans les *Dracœna*, le diamètre de ce cylindre représente toujours une grande fraction du diamètre total de la tige. Ainsi un rhizome de *L. borbonicum* dont l'épaisseur totale est de 7^c, a un cylindre conjonctif de $3^c,5$ de diamètre.

Sur une section droite de la tige de cette dernière espèce, on observe dans la couche secondaire, quand elle est suffisamment développée, des zones concentriques irrégulières, alternativement brunes et jaunâtres : cet aspect est dû, comme nous le verrons, à la nature variable des cellules parenchymateuses.

La coupe transversale montre de nombreuses assises de liège formant un épais tégument à l'écorce. Les cellules corticales arrondies sont remplies d'un contenu jaune brun qui se colore rapidement en un beau rouge par l'action de la potasse. L'hypochlorite de soude le colore également en rouge avant de le dissoudre. Les réactifs du tannin (perchlorure de fer, sulfate de fer, réactif de Brœhmer) accentuent cette coloration brune, mais ne donnent aucune des réactions franchement caractéristiques du tannin. Il s'agit donc probablement ici de dérivés, d'ailleurs assez mal connus, du tannin.

Les cellules secondaires rejetées extérieurement par l'anneau de méristème sont en faible quantité. Les paquets de raphides y abondent; c'est un caractère que nous retrouverons ailleurs, plus nettement accusé encore.

Le parenchyme secondaire, produit en direction centrifuge par le méristème, n'est pas homogène. On y observe des couches alternativement minces et lignifiées qui se traduisent à l'examen macroscopique par les zones concentriques que nous avons décrites plus haut.

En ce qui concerne la structure et la répartition des faisceaux primaires et secondaires, nous ne pourrions que répéter ici ce que nous en avons dit à propos des *Dracœna*. Remarquons cependant que, dans l'espèce actuelle, les trachéides ont des parois extrêmement épaisses et un lumen

Digitized by Google

étroit. Elles forment un anneau souvent incomplet autour du groupe cribreux ; d'autres fois, cet anneau ligneux est interrompu par des cellules à membrane mince, sortes de cellules de communication entre le tissu libérien et le parenchyme environnant.

Le *L. macrum*, dont je n'avais du reste qu'un spécimen incomplet, m'a paru offrir une constitution très analogue.

L'*Aloe arborescens* et l'*A. abyssinica* m'ont présenté les mêmes détails de structure que les *Lomatophyllum*. Notons ici un fait qui est général chez les Aloïnées. On observe dans le conjonctif primaire un certain nombre de faisceaux vasculaires dont l'orientation est inverse de celle des autres. Tandis que dans ceux-ci le bois est tourné vers l'axe de la tige, comme c'est le cas normal, il est, au contraire, dans les premiers, situé au bord externe du faisceau. D'autres ont des positions intermédiaires. Or, nous devons rappeler que dans la feuille des Aloïnées, les faisceaux sont disposés suivant deux plans superposés, de telle façon que leurs vaisseaux se regardent. Les faisceaux du plan supérieur ont, par suite, une orientation inverse de celle qui existe normalement dans la tige. Ils ont dû, pour se renverser de la sorte, subir un mouvement de torsion de 180° autour de leur axe. Les observations précédentes nous permettent de penser que cette torsion a lieu dans la tige, avant même que les faisceaux foliaires ne sortent du cylindre central.

Nous pouvons maintenant aborder les questions relatives au développement et à l'origine des tissus secondaires.

Mode d'activité du méristème secondaire. — M. Röseler (1) s'est longuement occupé du mode d'accroissement de la tige des Liliacées arborescentes. Il repousse, avons-nous dit au début en résumant son Mémoire, l'idée de l'existence, dans la couche génératrice, d'initiales ou cellules douées de la faculté de se segmenter d'une manière illimitée. L'accroissement diamétral se fait, selon lui, de la façon suivante : d'une cellule, par de nombreux cloisonnements, naissent un certain nombre d'autres cellules formant ce qu'il appelle un « complexus cellulaire ». Quant à la cellule qui, par segmentations répétées, peut donner nais-

(1) Röseler : *Loc. cit.*, p. 302.

Digitized by Google

sance à un pareil groupe cellulaire, il la désigne sous le nom de « cellule-mère ».

Ainsi, l'anneau de méristème serait l'ensemble des cellules-mères en voie de division; mes observations confirment cette notion établie par M. Röseler. Mais je ne pense pas, comme il semble le faire (1), que toutes les cellules issues des segmentations de la cellule mère soient appelées à prendre l'une après l'autre la fonction de cellules-mères.

Partons, en effet, d'une cellule-mère qui, par divisions tangentielles successives, produit un certain nombre de cellules disposées en série radiale. C'est, en général, une des cellules de la moitié externe de cette série qui devient à son tour cellule-mère. Les cellules qui sont extérieures à celle-ci arrondissent leur contour et contribuent à former cette couche cellulaire qui se juxtapose à l'écorce primaire pour constituer une véritable écorce secondaire. Les cellules qui sont en dedans de la nouvelle cellule-mère se surajoutent à la couche secondaire déjà formée et se divisent radialement, si cela est exigé par l'accroissement tangentiel de la tige; certaines d'entre elles, se cloisonnant dans divers sens, donnent des cordons de petites cellules polyédriques aux dépens desquelles se différencient les éléments des faisceaux secondaires.

Cependant, l'observation montre qu'il y a deux cas à distinguer suivant que la cellule-mère donne naissance à un plus ou moins grand nombre de cellules. Le méristème secondaire est alors plus ou moins actif. Dans les *Dracœna*, par exemple, des segmentations de la cellule-mère résulte un groupe cellulaire relativement nombreux; la cellule qui y prend fonction de nouvelle cellule-mère laisse presque toujours en dehors d'elle quelques cellules qui, tout en se cloisonnant dans le sens radial, se superposent en files rayonnantes au-dessous de l'écorce primaire et forment une couche corticale secondaire. Dans ce cas, lorsque le méristème est depuis longtemps actif, comme dans les gros troncs de *Dracœna*, l'épaisseur de cette écorce secondaire est très appréciable.

Dans d'autres genres qui sont moins caractérisés que les *Dracœna* comme végétaux arborescents, le méristème secondaire est moins actif. Citons comme exemples les *Loma-*

(1) Röseler : *Loc. cit.*, p. 317.

Digitized by Google

tophyllum et les *Aloe* que nous avons décrits plus haut. Ici, la cellule-mère produit par bipartitions tangentielles un nombre assez restreint de cellules, toujours disposées en série radiale. Il arrive le plus souvent que c'est la dernière cellule externe de cette série qui devient cellule-mère. Aussi, même lorsque le méristème a fonctionné pendant un certain temps, observe-t-on peu d'écorce secondaire.

Le mode d'activité du méristème tel que nous venons de l'exposer, rend compte de ce fait que, dans tous les cas, l'importance de l'écorce secondaire est bien moindre que celle du parenchyme à faisceaux. Cela se conçoit, puisque la nouvelle cellule-mère est toujours l'une des plus extérieures du groupe résultant des divisions de la cellule-mère précédente. Dans ces conditions, le parenchyme secondaire interne acquiert continuellement beaucoup plus d'éléments qu'il n'en est rejeté en dehors de la nouvelle cellule active.

Développement des faisceaux secondaires. — Les faisceaux secondaires, nous l'avons vu, se composent, dans les Monocotylédones que nous avons déjà examinées, de trachéides enveloppant plus ou moins complètement le tissu criblé.

Ces faisceaux prennent naissance aux dépens de certaines cellules de parenchyme les plus récentes, nées d'une cellule-mère dont l'activité vient de cesser. Une de ces cellules peut seule quelquefois être le point de départ d'un faisceau. Mais, le plus souvent, deux d'entre elles, pouvant appartenir à deux séries radiales contiguës, concourent à sa formation. Elles se divisent, à cet effet, par des cloisons inclinées dans tous les sens et donnent naissance à un cordon de petites cellules délicates qui, au début, sont toutes semblables entre elles. Ce cordon de petites cellules constitue du procambium ou du desmogène secondaire, ainsi que proposent de l'appeler MM. Scott et Brebner (1).

(1) Ces auteurs (*Annals of Botany*, op. cit., p. 22) font remarquer que le mot *procambium* implique l'idée d'une formation antérieure au cambium quand celui-ci existe, et le trouve inapproprié dans le cas actuel, puisqu'il s'agit d'un tissu produit par un méristème *secondaire*. Ils proposent donc de se servir du terme *desmogène* déjà employé par Russow, et de nommer *desmogène secondaire* le cordon de jeune tissu d'où dérive tout faisceau secondaire dans les Monocotylédones que nous considérons.

Digitized by Google

Bientôt ces cellules de desmogène se différencient. Les unes, à la périphérie du cordon, élargissent leur diamètre, s'allongent suivant l'axe de la tige, plus tard se lignifient, et donnent autant de trachéides. Les autres, groupées au centre, changent peu d'aspect, mais se différencient en tubes criblés et en cellules libériennes. L'épaississement pariétal des trachéides commence invariablement par le bord interne du faisceau.

Le développement de ces trachéides a fait l'objet de bien des travaux et suscité bien des discussions. Deux opinions étaient en présence : pour les uns, chaque trachéide provenait du développement d'une cellule unique ; pour les autres, elle résultait de la fusion de plusieurs cellules superposées.

MM. Scott et Brebner (1) ont récemment repris la question et me semblent l'avoir définitivement résolue. Ils ont longuement discuté les idées antérieurement émises à ce sujet ; on en trouvera l'exposé détaillé dans leur Mémoire auquel je renvoie. Qu'il me soit permis de n'en donner ici, pour être complet, qu'un rapide aperçu.

C'est en 1868 que Wossidlo (2), décrivant les faisceaux secondaires des *Dracœna*, distingua les trachéides du tissu criblé.

Krabbe (3), en 1886, recherchant l'origine de ces trachéides, reconnut le premier qu'elles provenaient de l'élongation de certaines cellules procambiales, mais que celles-ci ne se fusionnaient pas.

Presqu'en même temps, Kny (4) arrivait à une conclusion absolument contraire ; pour lui, chaque trachéide est un véritable vaisseau et représente plusieurs cellules fusionnées.

En 1887, Mlle Hedwig Lovèn (5) confirmait l'opinion de Kny.

Cependant, M. Röseler (6), en 1889, concluait de ses

(1) Scott et Brebner : *Loc. cit.*, p. 21.

(2) Wossidlo : *Loc. cit.*, p. 19.

(3) Krabbe : *Das gleitende Wachsthum bei der Gewebebildung der Gefässpflanzen* — Berlin, 1886.

(4) Kny : *Beitrage zur Entwickelungsgeschichte der «Tracheiden»* (Berichte der deutsch. bot. Gessellschaft. 1886).

(5) Mlle Hedwig Lovèn : *Om Utvecklingen af de sekundäre Karlknipenna hos* Dracœna *hoc* Yucca. Stockholm, 1887. Je n'ai pas pu consulter ce Mémoire.

(6) Röseler : *Loc. cit.*, p. 340.

Digitized by Google

recherches que l'opinion de Kny attribuant les trachéides à des fontes cellulaires est inexacte, et que ces trachéides résultent de l'évolution de cellules distinctes et isolées.

En 1891, M. Strasburger (1) revenait également à l'ancienne opinion de Krabbe et regardait les trachéides comme de simples cellules procambiales allongées suivant l'axe de la tige.

MM. Scott et Brebner enfin, en 1893, concluaient dans le même sens : chaque trachéide provient d'une cellule unique qui subit un allongement de 30 à 40 fois sa longueur primitive. Comme les trachéides, ajoutent-ils, se forment dans une région où tout accroissement longitudinal a cessé, leur élongation se fait par glissement (*sliding-growth*).

En présence de ces dernières opinions concordantes, émises par des botanistes de la valeur de ceux que je viens de citer, je n'ai pas cru devoir entreprendre une nouvelle étude spéciale de l'origine des trachéides.

Les coupes longitudinales m'ont toujours montré les trachéides comme de longues cellules à parois lignifiées et ponctuées, terminées en pointes aux deux bouts, et réunies un peu latéralement à leurs extrémités; elles communiquent entre elles par leurs ponctuations juxtaposées. Je me range à l'avis des auteurs qui les considèrent comme issues chacune de la différenciation d'une cellule unique de desmogène secondaire.

Origine du méristème secondaire. — De Bary, le premier, indiqua avec exactitude l'origine du méristème secondaire que, malgré la nomenclature si justement établie par Nägeli, il continue à appeler le cambium. La couche de cambium, dit-il, apparaît immédiatement en dehors du cylindre des faisceaux et doit, par conséquent, être rattachée au plérome.

M. Mangin (2) confirme ce fait dont il donne une bonne démonstration par l'examen de plantules de germination. La première méthode qu'il indique, l'étude du développement des tissus au sommet végétatif, est défectueuse. La recherche de l'assise amylifère à la limite de l'écorce et du cylindre central ne peut, en effet, donner aucun renseignement précis, car les

(1) Strasburger : *Histologische Beiträge*, III. 1891, p. 400.
(2) Mangin. *Loc. cit.* p. 340.

Digitized by Google

cellules jeunes du méristème secondaire, même au début de son activité, sont continuellement remplies d'amidon. C'est là un fait que j'ai vérifié non seulement dans les *Dracœna*, mais encore dans presque toutes les Monocotylédones dont je me suis occupé.

Étudiant en second lieu les plantules de germination de plusieurs espèces (*Yucca gloriosa*, *Aloe vittata*, *Agave macroacantha*, etc.), M. Mangin donne la preuve que le méristème se constitue aux dépens de l'assise périphérique du cylindre central. Des coupes longitudinales, passant par l'axe de la tige et de la racine principale de ces plantules, lui ont montré que l'endoderme de la racine disparaît dans la tige, et que dans celle-ci, les cloisonnements tangentiels indiquant la première ébauche du méristème secondaire apparaissent dans la couche cellulaire qui se continue directement avec le péricycle de la racine.

J'ai fait des observations semblables sur des plantules de germination de *Cohnia flabelliformis*; je les exposerai plus loin. En tous cas, dès ici, et d'accord avec les deux auteurs précédents, nous pouvons fixer comme lieu d'origine du méristème secondaire la couche périphérique du cylindre central.

A quelle distance du sommet végétatif de la tige se montrent les premiers vestiges du méristème? Cette distance est variable. Très précoce, d'après M. Millardet, chez le *Yucca aloifolia* où on constate déjà sa présence à 3mm au-dessous du point végétatif, le méristème secondaire ne se rencontre qu'à 14 ou 18 cent. au-dessous du sommet dans le *Dracœna reflexa*, et à 22 cent. environ dans le *D. marginata*.

Treviranus (1) avait observé que, dans le *D. reflexa*, le méristème n'existait pas dans la région feuillée.

M. Röseler, de son côté, n'a jamais constaté l'existence de l'anneau d'accroissement, parmi toutes les espèces qu'il a étudiées, dans les points où des feuilles s'inséraient sur la tige.

Cette règle, quoique générale, est loin d'être absolue. Il convient ici de tenir compte des conditions dans lesquelles est placée la tige ou la branche. Les formations secondaires des

(1) Treviranus. *Loc cit.*, I, p. 197.

Digitized by Google

Dracœna sont, en effet, des tissus mécaniques de premier ordre qui se développent partout où l'axe a besoin d'organes de soutien. C'est ce que j'ai pu constater dans un rameau de *Dracœna ferrea* de 10 cent. environ de longueur, inséré perpendiculairement sur la tige, et qui commençait à se recourber vers le haut à son extrémité. Ce rameau présentait une zone secondaire ligneuse en pleine activité qui s'étendait dans la plus grande partie de la région couverte par les feuilles, et prenait naissance à 2 cent. à peine au-dessous du sommet végétatif.

Quoi qu'il en soit, étudions à un niveau convenable les débuts de la formation du méristème secondaire. Prenons comme exemple la tige du *Dracœna congesta* (fig. 12, pl. III). Contre les derniers faisceaux foliaires *fp* formés à la périphérie du cylindre central, et entre lesquels le conjonctif *cp* est déjà épaissi, on voit une couche de cellules qui se distinguent des cellules corticales *ec* et conjonctives par leur contour légèrement polygonal. Certaines de ces cellules, irrégulièrement disséminées, sont cloisonnées tangentiellement. Ce sont les premières cellules-mères. Quelques-unes, parmi celles-ci, ont déjà subi un petit nombre de segmentations tangentielles et ont produit des groupes de cellules secondaires à disposition radiale. Dans certains de ces groupes, des cellules se divisent par des cloisons inclinées dans tous les sens pour constituer les ébauches des premiers faisceaux secondaires *ds*.

A un stade plus avancé, les cellules-mères sont plus nombreuses, plus rapprochées les unes des autres, et finissent par former un cercle continu. L'anneau de méristème est alors constitué et fonctionne comme nous l'avons expliqué plus haut.

Puisque le méristème a son origine dans la couche péricyclique de la tige, tous les tissus qui dérivent de son activité doivent évidemment appartenir au cylindre central. Il importe donc d'apporter ici une restriction au sujet de la dénomination d'*écorce secondaire* que j'ai employée moi-même, et que les auteurs appliquent à l'ensemble des cellules secondaires rejetées en dehors par le méristème et superposées intérieurement à l'écorce primaire. Au point de vue topographique, ces cellules, produites par un méristème péricyclique, ne peuvent appartenir à l'écorce. Elles présentent en général une

Digitized by Google

disposition en files radiales, qui les fait distinguer ; mais elles tendent à se confondre, d'autre part, avec les cellules d'écorce primaire, et en fait il est impossible de déterminer la limite entre celle-ci et le cylindre central dans les tiges où la couche génératrice fonctionne. Dès lors, l'écorce primaire et l'ensemble des cellules secondaires situées en dehors du méristème forment une véritable région corticale.

II. — Monocotylédones a parenchyme secondaire mou.

Je commencerai par une étude détaillée du *Cohnia flabelliformis* sur lequel on ne possède aucun document anatomique.

J'ai rappelé au début de ce travail les principaux caractères de morphologie externe de cette plante ; et j'ai dit qu'il existe à la base de son appareil végétatif une souche volumineuse appliquée contre le tronc des arbres, et sur laquelle se dressent un certain nombre de tiges.

Cette souche est formée par les extrémités inférieures renflées des tiges. Si l'on en fait une section verticale, passant par l'axe de plusieurs tiges, on peut, grâce à la différence naturelle de coloration entre les tissus primaires et secondaires, observer les relations qui existent entre les tiges anciennes et celles qui naissent à leur base. La fig. 15 de la pl. III représente ces dispositions. On voit les faisceaux primaires *c* de la tige II s'épanouir en étoile à la surface du corps ligneux secondaire de la base de la tige I. De même, les faisceaux primaires de la tige III rayonnent à la surface de la couche secondaire de la tige II. Ceci est une conséquence de ce fait sur lequel nous reviendrons plus loin, que les bourgeons adventifs se développent aux dépens de la zone secondaire, et que leurs premiers faisceaux viennent s'insérer sur les faisceaux secondaires.

La base de toutes ces tiges se renfle par suite de l'activité plus grande du méristème. Ces renflements viennent bientôt au contact, mais continuent à s'accroître par leurs faces libres. On conçoit donc que la souche du *C. flabelliformis* soit composée presqu'entièrement de tissus secondaires et qu'elle

Digitized by Google

augmente sans cesse de volume, en conservant une forme plus ou moins arrondie.

Les faisceaux foliaires sont construits comme ceux des *Dracœna*, et les transformations qu'ils subissent dans leur parcours sont semblables. Sur des coupes transversales pratiquées dans le cylindre primaire soit au milieu de la souche, soit dans une tige, on reconnaît, en effet, deux types de faisceaux bien distincts, l'un à trachéides, l'autre à vaisseaux proprement dits; et une forme intermédiaire, de passage (fig. 8, 9 et 10 de la pl. II). Les faisceaux vasculaires occupent la partie centrale du conjonctif primaire, accompagnés d'un certain nombre de faisceaux à trachéides qui sont plus nombreux à la périphérie. Comme pour les *Dracœna*, nous pouvons tracer le parcours des faisceaux communs de la façon suivante : de la base des feuilles jusqu'à la courbe qu'ils décrivent vers le centre de la tige, ces faisceaux contiennent des vaisseaux; de là ils s'inclinent vers la périphérie en passant à l'état de faisceaux à trachéides et prenant bientôt un trajet vertical.

Les anastomoses entre ces faisceaux ont lieu comme celles que nous avons déjà décrites dans les *Dracœna*. Notons cependant que les trachéides, dans le *C. flabelliformis*, ont des parois plus épaisses et un lumen plus étroit que dans les *Dracœna*, et que, dans les faisceaux primaires du second type, elles forment deux cercles concentriques autour du groupe cribreux central.

Le conjonctif qui, ici encore, s'épaissit autour des faisceaux foliaires, reste mince partout ailleurs dans la région centrale; mais à la périphérie du cylindre, il devient scléreux entre les faisceaux les plus externes. Cette sclérification a lieu surtout à la base des tiges, aux points d'insertion de celles-ci sur la souche.

L'activité du méristème secondaire ne commence à se manifester qu'au-dessous de la région feuillée. L'anneau de méristème se constitue, absolument comme dans les *Dracœna*, dans une couche de cellules polyédriques qui enveloppe le cylindre de faisceaux foliaires du plérome.

Cet anneau de méristème fonctionne suivant le mode indiqué plus haut. Cependant son activité varie suivant la région con-

Digitized by Google

sidérée de l'appareil végétatif. Cette activité est faible dans la partie moyenne de la tige qui n'atteint environ que 2 centim. de diamètre ; il s'y forme très peu d'écorce secondaire. L'accroissement diamétral y est si peu accusé que l'écorce primaire se montre constituée par une couche de petites cellules arrondies fortement tassées, mais ne présentant pas l'étirement tangentiel et les cloisonnements que nous avons observés dans les *Dracœna*. Ajoutons que la tige est protégée par un épais tégument subéreux dans lequel on distingue deux ou trois couches concentriques de cellules de liège épaissies en fibres.

L'activité du méristème est, au contraire, très grande dans la souche et à la base renflée des tiges. Là, en effet, il se produit du parenchyme secondaire en abondance et une couche très appréciable d'écorce secondaire qui repousse en dehors l'écorce primaire dont on voit les éléments étirés tangentiellement et cloisonnés dans le sens radial.

Les faisceaux secondaires sont, comme toujours, formés aux dépens de certaines cellules parenchymateuses les plus jeunes développées en direction centrifuge par le méristème, et qui, en se cloisonnant, donnent naissance à des cordons de desmogène secondaire. Dans ces cordons, ébauches des faisceaux secondaires, la lignification commence invariablement par le bord interne. Au reste, ces faisceaux sont construits comme ceux des *Dracœna* et comprennent chacun des trachéides enveloppant un paquet de tubes criblés. Ils sont plus nombreux et plus rapprochés les uns des autres dans les couches profondes de la zone secondaire de la tige, plus rares et plus disséminés dans les couches externes.

Les tissus secondaires de la souche du *C. flabelliformis* méritent d'attirer l'attention d'une façon spéciale. Ces tissus constituent, ainsi que nous l'avons dit, la masse principale de cette souche. Le parenchyme secondaire est composé de cellules quadrangulaires à membrane mince et disposées en séries radiales très régulières ; il contient de nombreux faisceaux à trachéides qui sont répartis uniformément dans la masse, ont un trajet flexueux et s'anastomosent entre eux dans tous les sens.

La zone corticale se décompose en deux couches assez distinctes : l'une interne secondaire, l'autre externe, dont les

Digitized by Google

éléments encore minces sont aplatis contre ceux d'entre eux qui, à la périphérie, sont lignifiés et jouent le rôle protecteur du liège complètement exfolié. La couche interne offre de nombreux paquets de raphides ; ceux-ci occupent des sortes de lacunes tenant la place de cellules qui contenaient primitivement les cristaux d'oxalate de chaux et dont la membrane a été rompue. Ces cristaux sont tellement abondants dans cette région de l'écorce que, à l'œil nu, sur une coupe du faux rhizome, la couche à raphides se reconnaît à sa couleur nacrée caractéristique.

Revenons au parenchyme secondaire. Ses cellules sont très abondantes entre les faisceaux qui, quoique fort nombreux, sont beaucoup plus espacés que dans les *Dracœna*. Elles ont un contenu granuleux au milieu duquel on observe une quantité considérable de fines gouttelettes réfringentes. Si l'on soumet des coupes à l'action de la teinture d'orcanette acétique, ces gouttelettes se colorent en rouge vif, ce qui est la réaction bien connue des huiles grasses. Comme moyen de contrôle, j'ai employé le procédé technique, indiqué par M. Mesnard (1) et préconisé par lui pour la localisation des huiles grasses dans la germination des graines. En hydratant, comme le fait M. Mesnard, des coupes par les vapeurs d'acide chlorhydrique pur et en exposant ensuite les préparations à des vapeurs d'iode sublimé, on obtient des globules d'huile grasse colorés en un beau jaune d'or caractéristique.

Les gouttelettes huileuses très distinctes dans la région centrale du parenchyme secondaire, paraissent se fondre dans le contenu protoplasmique des cellules de la zone périphérique voisine de l'anneau de méristème. Ce contenu prend alors par l'action de la teinture d'orcanette acétique, par exemple, une teinte rose uniforme, montrant que l'huile y existe toujours, mais qu'elle est fondue dans la masse. On observe aussi la présence de grosses gouttes huileuses dans toutes les cellules de la région corticale. Les cellules les plus jeunes du méristème renferment de l'amidon.

(1) E. Mesnard : *Recherches sur le mode de production du Parfum des fleurs* (Comptes rendus, 21 novembre 1892). — *Recherches sur la localisation des huiles grasses dans la germination des graines* (Comptes rendus, 16 janvier 1893).

Digitized by Google

Cette huile grasse accumulée en si grande quantité dans la souche du *Cohnia* constitue une substance de réserve destinée à être utilisée pour le développement ultérieur de la plante. J'exposerai plus loin des observations qui le démontrent.

Plantules de germination du C. flabelliformis. — Des graines de *Cohnia*, semées dans les serres du Laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau, ont parfaitement germé. Au bout d'une année, j'ai pu obtenir des plantules dont l'examen offre de l'intérêt à divers points de vue.

Chacune de ces plantules présentait alors sept feuilles longues de 5 centimètres environ, distiques, sessiles, engainantes, trinerviées. Au point d'union de la racine principale et de la tige était née une première racine adventive ramifiée. Dans quelques plantules, une seconde racine adventive, longue de 2 millimètres, apparaissait un peu plus haut et avait dû, pour sortir, percer la base d'une feuille.

Si nous faisons une coupe longitudinale d'une de ces plantules, passant par l'axe de la tige et de la racine principale (pl. I, fig. 5) nous voyons que l'endoderne *end* de la racine s'évase en passant dans la tige où il perd peu à peu ses épaississements, finit par disparaître comme endoderme caractérisé, mais se continue effectivement par une assise de cellules minces, qui est la dernière assise corticale interne de la tige. Le péricycle de la racine se continue dans la tige avec une couche de plusieurs rangées de cellules *p*, comprise entre les faisceaux foliaires les plus externes et l'assise cellulaire qui fait suite à l'endoderme. Dans cette couche on voit quelques cloisons tangentielles que nous observerons encore mieux, dans un instant, sur une coupe transversale, et qui sont les premières manifestations de l'activité du méristème secondaire. Ce méristème prend donc bien naissance, comme nous l'avons dit, dans la couche périphérique du cylindre central.

La même coupe longitudinale est encore intéressante à observer au point de vue des relations entre les faisceaux primaires et les feuilles. On voit, en effet, un faisceau à l'état procambial *f*, situé tout à fait à la périphérie du cylindre central, se courber vers le centre du bourgeon terminal pour aller se

Digitized by Google

mettre en rapport avec la base d'une feuille qui occupe ce centre. De la base d'une feuille plus extérieure, et par conséquent plus âgée (à gauche dans la fig. 5), se détache un faisceau libéroligneux qui se dirige de manière à croiser le premier et à se placer à sa face interne. Ces faits confirment bien les idées que j'ai émises plus haut, à propos des *Dracœna,* sur les faisceaux périphériques primaires des Monocotylédones arborescentes.

Les faisceaux des premières racines adventives développées sur le flanc de la tige des plantules s'appliquent en étoile autour du cylindre des faisceaux communs, et se mettent directement en rapport avec eux. Ce n'est que plus tard, lorsque le méristème est constitué et que les faisceaux secondaires sont différenciés, que ceux-ci leur servent de base d'insertion, comme cela s'observe dans une souche bien développée de *Cohnia.*

D'ailleurs le méristème a commencé à manifester son activité au-dessus des racines latérales déjà formées. Sur une coupe transversale pratiquée dans cette région, on observe en dehors du cylindre des faisceaux foliaires une couche circulaire de cellules à contour polygonal, dont un certain nombre se cloisonnent dans le sens tangentiel. Ce sont les premières cellules-mères du méristème.

Remarque. — J'ai relaté, dans le chapitre précédent, les différences de structure qui existent entre la racine du *Cohnia flabelliformis* et celle des *Cordyline.* Leur appareil végétatif présente de nouvelles dissemblances anatomiques. Tandis que le parenchyme secondaire reste mou dans le *Cohnia* et constitue en grande partie un tissu à réserves, il se sclérifie dans les *Cordyline* et devient du tissu de soutien.

Toutes ces considérations d'ordre anatomique m'ont engagé à conserver le genre *Cohnia* que Kunth, par des caractères différentiels de morphologie externe, avait primitivement distingué du genre *Cordyline.*

Yucca gloriosa. — L'exemplaire que j'ai eu à ma disposition était âgé de 12 ans environ. Sa tige dressée mesurait 7 centim. de diamètre et se terminait inférieurement par un rhizome dont la forme était à peu près celle d'un cône tronqué. De ce rhizome auquel ils se rattachaient chacun par une partie

Digitized by Google

étranglée, partaient un certain nombre de stolons souterrains, renflés dans leur région moyenne, laquelle était pourvue de nombreuses racines adventives. Ces stolons se terminaient par autant de bourgeons protégés par des écailles brunes.

Dans cette Dracœnée, comme dans les Aloïnées, le cylindre de conjonctif central est très large dans tout l'appareil végétatif et occupe la plus grande partie de la surface de section.

Les faisceaux foliaires décrivent vers le centre de la tige une courbe très accusée, à court rayon, pour revenir vers la périphérie et y suivre un trajet vertical. Il en résulte que sur une coupe transversale de la tige tous les faisceaux vasculaires sont sectionnés plus ou moins obliquement; leurs terminaisons inférieures ne contenant que des trachéides sont seules coupées en section droite. Pour avoir les sections droites des faisceaux vasculaires, il faut pratiquer des coupes perpendiculairement sur la direction de ceux-ci, c'est-à-dire les incliner de 45° environ sur l'axe de la tige. On n'obtient alors que des sections très obliques des extrémités inférieures à trachéides des traces foliaires.

Ces faits suffisent pour prouver que dans les *Yucca*, les faisceaux foliaires subissent dans leur parcours les mêmes transformations que dans les autres Monocotylédones mentionnées jusqu'ici. De la base des feuilles jusqu'à la courbe qu'ils décrivent vers le centre de la tige, ces faisceaux conservent leurs vaisseaux annelés et spiralés ; de là ils marchent vers la périphérie du cylindre de conjonctif, perdent leurs vaisseaux et n'offrent plus que des trachéides.

La structure particulière des faisceaux des *Yucca* est connue, et a été bien étudiée surtout par MM. Millardet et Röseler. Je n'y consacrerai que quelques lignes destinées à en rappeler les principaux caractères. Ces caractères sont les mêmes dans la tige et dans le rhizome.

Sur des coupes inclinées de 45° environ sur l'axe de la tige, on peut observer des sections transversales des portions vasculaires des faisceaux communs. Ce sont alors des faisceaux libéroligneux normaux présentant à leur bord interne des vaisseaux assez nombreux plongés dans une masse de petites cellules ligneuses minces; à leur bord externe, des tubes criblés et des cellules

Digitized by Google

libériennes. Sur les mêmes coupes, on voit des formes de passage, intermédiaires entre le type vasculaire et le type à trachéides. Des trachéides se différencient aux dépens des cellules procambiales restées minces, entre les vaisseaux et le liber de chacun des faisceaux libéroligneux. Les premières trachéides apparaissent sur les côtés du faisceau, comme l'indique M. Röseler, et viennent se réunir en arc à la face interne du liber. Dès lors, elles séparent celui-ci des vaisseaux qui finissent par disparaître dans le parcours descendant du faisceau.

On constate également de fréquentes anastomoses entre les traces foliaires.

Pour étudier la constitution des faisceaux à trachéides, terminaisons inférieures de ces traces foliaires, il faut examiner une coupe faite perpendiculairement à l'axe de la tige.

Les trachéides sont groupées en un arc épais au bord interne du faisceau dont le bord externe est occupé par le paquet cribreux.

Le conjonctif ne s'épaissit jamais autour des faisceaux foliaires du *Yucca*, de même qu'il n'y a jamais de sclérification des cellules conjonctives à la périphérie du cylindre primaire.

La critique que j'ai adressée, au sujet des *Dracœna*, à la distinction établie par M. Millardet entre les faisceaux axiles et les faisceaux périphériques, subsiste tout entière pour les *Yucca*. Il n'y a pas, dans ceux-ci, de faisceaux primaires se terminant au sommet de la tige après un trajet rectiligne. J'ai montré que tous les faisceaux compris dans le conjonctif central sont des traces foliaires dont j'ai exposé le mode de développement.

Le méristème secondaire n'est pas très actif et fonctionne comme celui des *Lomatophyllum*. Les tissus qui en dérivent sont plus abondants dans le rhizome ; mais la couche d'écorce secondaire est toujours fort peu appréciable. Le parenchyme secondaire ne se lignifie jamais ; les faisceaux qui y prennent naissance sont construits comme les faisceaux à trachéides primaires. Remarquons seulement que ces trachéides sont plus nombreuses et forment la masse principale du faisceau secondaire que complète extérieurement un groupe très réduit de tubes criblés.

Digitized by Google

Le trajet des faisceaux secondaires est sinueux. Toutefois, dans le *Yucca gloriosa*, ces sinuosités m'ont paru être moindres que dans le *Y. aloifolia*, où M. Millardet a vu les faisceaux s'incliner d'un angle de 45° sur la verticale.

Les cellules conjonctives secondaires restées minces ont un contenu clair et aqueux dans lequel les réactifs permettent de déceler du sucre. Si, en effet, après avoir détaché des fragments de cette couche secondaire dans le rhizome où elle est le plus développée, on les pile dans un peu d'eau, le liquide ainsi obtenu, renfermant en dissolution une certaine quantité du contenu cellulaire, précipite nettement la liqueur cupropotassique.

On arrive au même résultat on opérant sur des préparations microscopiques, comme l'a fait M. G. Bonnier (1) pour les tissus nectarifères. En mettant une coupe de la couche secondaire du rhizome dans une goutte de liqueur de Fehling étendue, et en chauffant la préparation, on voit se produire un précipité jaune rougeâtre qu'on peut observer au microscope.

Le sucre existe aussi, il est vrai, dans le conjonctif primaire. Mais ce fait que les cellules de la zone secondaire en contiennent, est important. Le méristème est, en effet, permanent chez les *Yucca*, et le parenchyme secondaire peut atteindre un grand développement. Des sucres y sont mis en réserve par la plante, de même que l'huile grasse dans les tissus secondaires du *Cohnia*.

Les cellules jeunes du méristème sont remplies d'amidon. Ces grains d'amidon étant très petits, j'ai employé, pour les mettre en évidence, la méthode de Sachs (action successive de la potasse, de l'acide acétique et de l'eau iodée).

Le stolon souterrain a la même structure que la tige dans sa région renflée qui est, par suite, pourvue de tissus secondaires. Le méristème fait défaut dans la partie étranglée par laquelle le stolon s'attache au rhizome. Au bout d'un certain temps, lorsque les racines latérales qu'il développe sont suffisamment nombreuses pour nourrir son bourgeon terminal, le stolon se sépare de la plante-mère par destruction de sa partie étranglée, et devient individu indépendant.

(1) Gaston Bonnier : *Les Nectaires* (An. sc. nat. Bot. 6me série, T. V, p. 82).

Digitized by Google

Des sucres sont également mis en réserve dans ces axes souterrains et sont utilisés pour le développement des bourgeons qu'ils portent.

Agave americana, A. attenuata. — Ces deux espèces présentent sur leur portion souterraine très courte un grand nombre de bourgeons qui, avant de se développer en pousses feuillées, s'allongent en autant de stolons souterrains grêles, composés d'une série d'entre-nœuds, et portant aux nœuds des feuilles écailleuses. La pousse feuillée qui termine chaque stolon est renflée à sa base où s'insèrent de nombreuses racines latérales. Celles-ci, d'ailleurs, ne manquent pas sur le stolon quand il est bien développé. Ainsi les deux espèces que nous prenons comme exemples présentent plusieurs stolons atteignant dix centimètres environ de longueur ; ils portent de loin en loin, sur toute leur étendue, des racines adventives insérées sur leur face inférieure.

Ces stolons souterrains se détruisent quand les jeunes pousses qui les terminent peuvent vivre à l'aide de leurs racines basilaires. Mais, jusqu'à ce moment, les racines qu'ils fournissent concourent à l'absorption des substances nutritives nécessaires à la croissance des bourgeons.

Si on fait une coupe transversale d'un stolon d'*A. americana* au milieu de l'intervalle compris entre deux racines ou deux groupes consécutifs de racines, on observe une couche corticale assez abondante contenant des faisceaux qui se rendent aux écailles. L'endoderme, à éléments épaissis en fer à cheval, est rompu en divers points pour donner passage à ces faisceaux. Le péricycle est simple. Le cylindre central renferme, irrégulièrement distribués, des faisceaux libéroligneux.

En faisant une série de coupes de plus en plus rapprochées de la base d'insertion des racines adventives, on voit l'endoderme perdre ses parois épaissies, tandis que le péricycle de la face inférieure se divise et augmente le nombre de ses cellules aux dépens desquelles se constituent, comme toujours, les racines. Mais, dans ce cas, il ne se forme pas de faisceaux secondaires, et les faisceaux des racines adventives se mettent en rapport avec les faisceaux libéroligneux du corps central.

Digitized by Google

C'est donc à tort que M. Mangin (1) nie la présence de racines sur le stolon de l'*A. americana.* « On ne trouve pas de formations secondaires dans toute l'étendue du stolon, dit-il, il n'y a pas non plus de réseau radicifère, aussi le stolon ne porte-t-il jamais de racines ».

Les faits que nous venons d'exposer pour l'*A. americana* sont les mêmes et faciles à constater également dans l'*A. attenuata.* Ils montrent que ce n'est pas toujours nécessairement sur les faisceaux secondaires que le système vasculaire des racines prend son insertion.

En pratiquant des coupes successives à la base d'une pousse feuillée, on voit se constituer par cloisonnements tangentiels de la couche périphérique du cylindre central un anneau régulier de méristème produisant du conjonctif et des faisceaux secondaires. C'est alors sur ceux-ci que viennent s'insérer les faisceaux des racines latérales.

La coupe transversale de la portion souterraine de la plante mère permet de compléter ces observations. Dans l'*A. attenuata* pris comme exemple, le conjonctif central est mou dans toute son étendue et renferme les faisceaux communs. Le méristème donne naissance à du parenchyme secondaire et à des faisceaux à trachéides. Ces faisceaux ont le type de structure décrit chez les *Yucca :* les trachéides n'enveloppent pas le liber et n'occupent que le bord interne du faisceau, où elles sont du reste moins nombreuses que dans les *Yucca.*

Le parenchyme secondaire est constitué par des cellules à membrane mince. Les faisceaux qu'il contient ont un trajet très flexueux et s'anastomosent dans tous les sens. Ils servent de base d'insertion au système vasculaire des racines latérales, et aussi, fait important, aux faisceaux des nombreux bourgeons nés sur les flancs de la tige souterraine.

Les détails anatomiques que je viens d'énumérer pour l'*A. attenuata* sont semblables dans l'*A. americana*; et la similitude de caractères qu'on trouve dans ces deux espèces autorise à penser qu'elles suffisent pour donner une idée exacte de la constitution générale des *Agave.*

(1) Mangin, *Loc. cit.*, p. 337.

Digitized by Google

La tige des *Agave* n'atteignant jamais une hauteur considérable, l'appareil de soutien ne comprend que les trachéides qui, elles-mêmes, ont subi une notable diminution dans leur nombre.

Si la tige ne croît que fort peu en hauteur, son diamètre s'élargit continuellement, et la masse conjonctive molle augmente sans cesse. Dans les deux espèces citées, les cellules de tout le conjonctif offrent de nombreux globules réfringents qui se colorent en rouge vif par la teinture d'orcanette acétique. Les plantes que je possédais étaient de très petite taille, et leurs tissus secondaires peu développés ; aussi la recherche d'une substance de réserve ne pouvait conduire à aucune certitude. Mais la réaction précédente doit, me semble-t-il, faire présumer qu'il s'agit encore, dans les *Agave*, de réserves huileuses. Ces réserves favoriseraient le développement des bourgeons adventifs.

Signalons enfin la présence d'une matière amylacée dans les cellules les plus jeunes du méristème. Toutefois ici, ce n'est pas de l'amidon proprement dit, mais de l'amidon transitoire qui encombre les cellules, et que l'iode colore en rouge violacé.

Dioscoréacées : Dioscorea sativa, Tamus communis. — Les Dioscoréacées n'ont de formations secondaires que dans leur rhizome. La structure de celui-ci s'éloigne du type classique des *Dracæna*, mais présente des particuliarités dignes d'intérêt. Cette structure est du reste fort peu connue ; de Bary (1), dans son ouvrage d'anatomie comparée, résume à peu près toutes les connaissances que nous possédons à ce sujet, après les avoir déclarées tout à fait incomplètes.

Le rhizome du *D. sativa*, que je prends comme type, peut atteindre un volume considérable. La section transversale de ce rhizome âgé d'un an présente trois zones distinctes : une corticale externe, une couche moyenne de teinte blanchâtre uniforme, et une interne parsemée d'ilots blanchâtres également sur un fond comme translucide.

La coupe transversale montre que cette zone interne est formée d'un conjonctif mou renfermant des faisceaux libéro-ligneux. Autour de chacun de ces faisceaux (fig. 13, pl. III) les cellules conjonctives *c* pressées les unes contre les autres,

(1) De Bary : *Vergleichende Anatomie*, p. 640.

Digitized by Google

affectent une disposition rayonnante. C'est dans ces cellules que se trouve localisé tout l'amidon de cette partie du rhizome ; les autres cellules sont arrondies, lâchement unies entre elles et remplies d'air. On s'explique, par ces faits, l'aspect de la couche interne sur la section du rhizome ; la partie translucide est l'ensemble des cellules pleines d'air, et les groupes de cellules amylifères qui entourent les faisceaux apparaissent comme des taches blanchâtres.

Les faisceaux libéroligneux comprennent de larges vaisseaux réticulés *b* qui occupent leur bord interne. La partie libérienne *l* externe offre des tubes criblés de grand diamètre qui, en nombre variable, se trouvent toujours situés au voisinage des vaisseaux.

Il n'y a pas de limite précise entre la zone interne et la zone moyenne. Cette dernière est presque tout entière d'origine secondaire. Les cellules du conjonctif (*ps*, fig. 14, pl. III) à membrane mince sont quadrangulaires et disposées en files radiales. Les faisceaux sont construits comme ceux du centre. Les vaisseaux sont d'autant moins larges qu'ils appartiennent à des faisceaux plus externes. Les tubes criblés vont aussi en diminuant de diamètre. Tous ces faisceaux sont reliés entre eux par de nombreuses anastomoses transversales. Les grains amylacés se pressent toujours dans les cellules qui les entourent ; mais ils sont en notable quantité dans le reste du conjonctif. De là, la teinte blanchâtre presque uniforme de cette couche moyenne.

En dehors des derniers faisceaux différenciés de la zone secondaire s'étend un anneau scléreux (fig. 14, *as*) formé de deux assises de cellules lignifiées. Cet anneau est interrompu de loin en loin, et les points d'interruption sont occupés par des cordons de desmogène, ébauches d'autant de faisceaux.

A l'extérieur du cercle lignifié se trouve l'anneau de méristème *mer* dont l'activité se continue ; les cellules s'y cloisonnent tangentiellement, tandis que des groupes de cellules de desmogène secondaire *ds* indiquent de nouveaux faisceaux en voie de différenciation.

L'écorce, refoulée par ces productions secondaires, a ses éléments étirés dans le sens tangentiel et cloisonnés radialement.

Digitized by Google

Une couche épaisse de liège protège extérieurement le rhizome et évolue en direction centripète pendant qu'elle s'exfolie continuellement sur sa face libre.

Les grains amylacés répandus dans le conjonctif du rhizome de *D. sativa* ont une forme allongée, sont dépourvus de stries concentriques, et prennent une teinte violacée par l'action de l'iode. Ceux que l'on observe dans le voisinage immédiat des faisceaux sont arrondis et beaucoup plus petits que les autres.

Le rhizome que nous étudions était parvenu à la fin de sa première année de végétation. La tige aérienne était desséchée. L'anneau scléreux que nous avons décrit a pour but de protéger le tubercule souterrain jusqu'à la prochaine période de végétation. A ce moment, le méristème reprend toute son activité et donne naissance à du nouveau parenchyme à amidon et à de nouveaux faisceaux, tandis que l'amidon accumulé dans les tissus de l'année précédente sert en partie à faire végéter la nouvelle tige.

C'est par ce procédé que se fait l'accroissement diamétral continu du tubercule de certaines espèces de *Dioscorea (D. sativa, D. alata)*. M. Sagot (1) qui avait observé, à la Guyane, de ces très gros rhizomes, qu'il prend du reste pour des racines, a bien reconnu qu'ils « ne sont pas l'expression du produit annuel de la plante, mais l'accumulation en quelque sorte de plusieurs années de végétation. »

Dans le rhizome du *Tamus communis* les faisceaux secondaires se distinguent moins encore que dans les *Dioscorea* des faisceaux primaires du centre. On trouve partout des vaisseaux réticulés de diamètre égal; ils sont plus nombreux dans chaque faisceau, et forment sa masse principale et interne, laissant en dehors d'eux le liber. Celui-ci est réduit à un petit groupe de tubes criblés à lumière étroite. Tous ces faisceaux présentent de fréquentes anastomoses.

Dans cette espèce encore il est impossible d'établir une limite entre les formations primaires et secondaires. Cependant, la zone moyenne du rhizome incontestablement secondaire se mon-

(1) Sagot. *Les Ignames* (Bul. Soc. Bot. de France, 24 nov. 1871).

Digitized by Google

tre composée de cellules quadrangulaires en files radiales. Tout le conjonctif, à parois minces, est rempli d'amidon.

En dehors des faisceaux les plus externes s'étend l'anneau de méristème. L'écorce qui lui succède extérieurement est protégée par une couche subéreuse épaisse.

III. — Rôle des tissus secondaires des Monocotylédones (1).

L'étude comparative que nous venons de faire des tissus secondaires chez les Monocotylédones empruntées à diverses familles, nous a fourni des indications de nature à nous permettre de rechercher quel est le rôle dévolu à ces tissus dans l'économie de la plante.

Les nombreux travaux que j'ai analysés dans la partie bibliographique du présent Mémoire ne contiennent que des notions fort restreintes à ce sujet.

Cependant M. Mangin (2), étudiant les modifications apportées dans la morphologie interne de la tige des Monocotylédones par la présence des racines adventives, admet que le rôle général du système des faisceaux secondaires des Monocotylédones arborescentes est de servir d'intermédiaire vasculaire entre les racines et la tige. Dans certaines espèces où la couche de méristème est très développée, celle-ci représenterait, d'après lui, non seulement l'appareil chargé de mettre en communication les racines et la tige, mais encore un organe de soutien pour la tige.

Ainsi donc, d'après M. Mangin, la couche de méristème secondaire qu'il considère comme une exagération du réseau radicifère décrit par lui chez les Monocotylédones à croissance limitée en épaisseur, remplirait deux rôles : l'un général, celui de relier les racines à la tige ; l'autre supplémentaire et accidentel, celui d'organe de soutien.

(1) H. Jacob de Cordemoy : *Rôle des tissus secondaires à réserves des Monocotylédones arborescentes*. (Comptes rendus de l'Acad. des sc., 10 juillet 1893).

(2) Mangin : *Loc. cit.*, p. 333.

Digitized by Google

Sans doute, on ne peut nier l'importance de ce fait que le système vasculaire des racines adventives a pour base d'insertion les faisceaux secondaires, quand ceux-ci existent ; mais le rôle que, de ce fait, M. Mangin attribue à la couche secondaire, n'est pas aussi général qu'il le dit, et surtout, dans certains cas, pas aussi exclusif qu'il l'affirme.

Des racines adventives peuvent, en effet, s'organiser sans qu'il y ait de faisceaux secondaires pour servir d'intermédiaire entre leur système conducteur et celui de la tige. C'est ce que nous avons vu dans les stolons d'*Agave* et les plantules de germination du *Cohnia*. D'autres fois, les tissus secondaires prennent un développement considérable que l'insertion des racines ne rend nullement nécessaire. Ainsi, nous avons observé que les racines de certaines espèces de *Dracœna* présentent des formations secondaires situées en majeure partie dans l'écorce, alors que les racines d'ordre inférieur qu'elles portent ont leur origine dans le péricycle.

D'autre part, les tissus secondaires prennent une importance telle dans certaines plantes (*Cohnia*, *Yucca*) que les faisceaux qu'ils renferment ne peuvent servir seulement à faire communiquer les racines avec la tige, attendu que ces faisceaux existent dans toute la tige aérienne qui ne porte généralement pas de racines latérales. Et ces tissus ne constituent pas non plus, dans ces mêmes espèces, un simple appareil de soutien, car le conjonctif secondaire, quoique très abondant, ne se lignifie pas.

En présence de ces objections, j'ai tenté de réunir des faits propres à éclairer quelques-uns des points restés obscurs de la question du rôle des formations secondaires des Monocotylédones.

Pour procéder avec méthode, j'examinerai successivement les deux sortes de tissus qui entrent dans la composition de ces productions secondaires dérivant de l'activité du méristème, à savoir le parenchyme et les faisceaux.

Le parenchyme, nous l'avons vu, se présente sous deux états ; il est scléreux ou il est mou. Quand il se sclérifie, il constitue un organe de soutien pour la tige. On cite à cet

Digitized by Google

égard deux exemples classiques : le *Dracœna* et le *Cordyline*. A ces genres j'ajoute le *Lomatophyllum* et l'*Aloe*.

Lorsque les cellules du conjonctif secondaire conservent leur membrane mince et constituent un parenchyme mou, à celui-ci est dévolue une fonction spéciale importante. J'ai, en effet, montré que dans ce cas tout ce parenchyme est rempli de substances de réserve de nature diverse. Dans les *Yucca*, ce sont des sucres qui précipitent la liqueur de Fehling. On trouve de l'amidon en quantité considérable dans les *Dioscorea* et le *Tamus;* cet amidon se transforme lors de l'apparition des nouveaux bourgeons et offre la réaction de l'amidon transitoire qu'utilisent les bourgeons nés sur le rhizome pour se développer en nouvelles tiges feuillées. Il est à présumer que c'est une réserve d'huiles grasses, emmagasinée dans le portion souterraine de la tige des *Agave* qui favorise le développement des nombreux bourgeons latéraux qu'elle porte.

Des observations faites sur le *Cohnia flabelliformis* me paraissent bien démontrer ce rôle de tissu à réserves que j'attribue au parenchyme secondaire. J'ai dit, en décrivant la morphologie interne de cette espèce, que sa souche, presque tout entière composée de tissus secondaires, renferme de l'huile grasse en grande quantité. Or, j'avais reçu de l'île de la Réunion un échantillon de cette Dracœnée avec sa souche intacte surmontée des moitiés inférieures seulement des plus hautes tiges. Dans ces conditions, cette plante, arrachée depuis plus de deux mois de l'humus où elle croissait naturellement, dans les forêts sombres et humides de l'île, continuait, après son arrivée à Paris, sans avoir été replantée, à produire des bourgeons adventifs, situés à la base des tiges, et qui se développaient admirablement. Ces bourgeons végétaient aux dépens de la substance huileuse mise en réserve dans les tissus secondaires du faux rhizome.

En second lieu, à quoi servent les faisceaux secondaires ? Ils ont un rôle multiple; mais ils ne constituent pas un système de communication nécessaire entre les racines latérales et la tige. Ce rôle, quoique important, n'est pas, à notre avis, le plus général.

Je rappelle que les faisceaux secondaires se composent de tubes

Digitized by Google

criblés et de trachéides. Les trachéides qui tiennent lieu ici de vaisseaux, ont aussi la même fonction physiologique qu'eux, comme chez les Conifères : ce sont des éléments conducteurs. Mais une étude comparée de ces trachéides examinées dans un certain nombre d'espèces, prouve qu'elles jouent encore, seules ou concurremment avec le conjonctif scléreux, un rôle de soutien. Dans les *Dracæna*, les trachéides primaires et secondaires se joignent au conjonctif primaire externe et à tout le parenchyme secondaire lignifiés pour constituer un solide appareil destiné à soutenir la tige de ces végétaux qui atteignent souvent une taille considérable. Dans les *Lomatophyllum* et les *Aloe*, ces mêmes trachéides coexistent, comme organes de soutien, avec le parenchyme secondaire qui est seul sclérifié. Elles forment le seul tissu mécanique que l'on trouve dans la souche du *Cohnia*, et s'associent, pour assurer la rigidité des tiges de la même plante, à du conjonctif épaissi situé à la limite des formations primaires et secondaires. Le tissu parenchymateux des *Yucca* n'étant jamais lignifié, les trachéides sont seuls chargées du rôle de soutien.

Plus la tige diminue de hauteur, moins les éléments mécaniques sont nécessaires. On les voit alors perdre de leur importance, comme dans les *Agave*, par exemple, où tout épaississement du conjonctif fait défaut, et où les trachéides ne sont plus en somme que de simples éléments conducteurs situés au bord interne des faisceaux.

Certaines Aloïnées sont intéressantes à observer à cet égard ; ce sont les genres *Haworthia*, *Apicra*, *Gasteria*, qui renferment des espèces acaules à côté d'autres plus ou moins caulescentes.

Prenons comme premier exemple le *Gasteria verrucosa*. Cette espèce présente un rhizome vertical qui se détruit par son extrémité inférieure, tandis que la courte tige aérienne qui le surmonte s'enfonce dans le sol au fur et à mesure de la chute des feuilles. Ici, le rhizome s'appuie sur le sol et ne supporte aucun édifice aérien. Il est évident que, dans ces conditions, tout appareil de soutien est inutile ; aussi, non seulement le conjonctif ne se lignifie pas, mais les trachéides n'occupent qu'en petit nombre le bord interne des faisceaux. Mêmes observations pour le *Gasteria glabra*.

Digitized by Google

Par contre, dans l'*Haworthia cordifolia*, dont la tige est quelque peu élevée et porte des feuilles très épaisses, on observe plusieurs cercles concentriques de trachéides autour du liber des faisceaux secondaires et des terminaisons inférieures des traces foliaires.

On peut s'assurer qu'il ne s'agit pas ici de caractères génériques, car une autre espèce du même genre, l'*H. cymbœfolia*, dont la tige reste très courte, ne présente plus que des trachéides en nombre restreint et seulement au bord interne des faisceaux.

Les trachéides sont donc à la fois des éléments conducteurs au même titre que les vaisseaux proprement dits, et des éléments de soutien pour la tige.

Les faisceaux secondaires jouent encore un autre rôle très vraisemblable, et qui me paraît général. Ils servent à transporter vers les points où elles sont nécessaires les substances utilisables par la plante.

Chez les Monocotylédones dont les tissus secondaires sont remplis de substances de réserve, les bourgeons croissent, nous l'avons vu, aux dépens de ces réserves. Celles-ci sont transportées jusqu'aux bourgeons par les faisceaux dérivés du méristème.

Cette opinion est d'autant plus rationnelle que l'on sait, depuis les travaux de Karsten, que les bourgeons apparaissent dans la couche secondaire, et que leurs faisceaux viennent s'appuyer sur le système fasciculaire de cette couche.

Mohl (1) paraît avoir entrevu ce rôle des faisceaux de la zone d'épaississement. Il décrit, en effet, dans le rhizome du *Testudinaria elephantipes* un accroissement diamétral par addition de couches extérieures. Il ne reconnaît pas la nature secondaire de ces couches ; mais ses descriptions montrent nettement que les bourgeons adventifs prennent naissance dans la zone de tissus secondaires. Ces bourgeons, dit-il, « se forment chaque année entre le bois et l'écorce ; ils mettent isolément leurs faisceaux vasculaires en contact avec le corps

(1) Hugo Mohl : *Untersuchungen über den Mittelstock von* Tamus elephantipes (Vermischte Schriften, 1842, p. 192 et suiv.).

Digitized by Google

ligneux du rhizome. » Mohl ajoute : « Si ces bourgeons sont situés immédiatement auprès de la tige de l'année précédente, cela vient de ce qu'à cette place, qui est le sommet du rhizome, se trouve le point de concentration de sa masse ligneuse et un réseau vasculaire qui détermine l'affluence des sucs et par conséquent le développement des bourgeons. »

Dans les rhizomes de *Dioscorea* pourvus de croissance illimitée en épaisseur, comme le *D. sativa*, les bourgeons adventifs ont même origine et leurs faisceaux ont la même base d'insertion. Or, dans ce cas, on voit les grains amylacés entourer les faisceaux et former autour d'eux une couche compacte; à la reprise de la végétation, cet amidon se transforme : il se colore en rouge violacé par l'iode, les grains les plus voisins des faisceaux sont plus petits que les autres et semblent comme digérés. Les tubes criblés renferment un contenu jaunâtre que l'iode ne colore pas et qui me paraît être le dernier état de transformation de l'amidon devenu ainsi assimilable.

Les réserves amylacées qui favorisent le développement des bourgeons sont donc transportées par les faisceaux secondaires et circulent dans les tubes criblés du liber.

D'autres observations, faites sur le *Cohnia flabelliformis*, confirment cette manière de voir. Dans cette plante dont le parenchyme secondaire, parcouru par des faisceaux à trachéides, renferme une abondante réserve d'huiles grasses, la lumière des tubes criblés se montre obstruée par des gouttelettes huileuses.

Si on fait une série de coupes au niveau de la tige d'où part un bourgeon adventif, les cellules de la zone secondaire qui contribuent à former le bourgeon présentent un contenu granuleux se colorant en rose pâle par la teinture d'orcanette acétique. L'huile, avant d'être utilisée, s'est donc fondue dans le contenu de la cellule et subit peut-être des transformations. Les faisceaux des bourgeons, qui courent presque horizontalement pour venir se mettre au contact des faisceaux secondaires, sont accompagnés d'un très grand nombre de gouttelettes huileuses.

Ainsi, on suit presque le transport des réserves jusqu'au bourgeon qui végète à ses dépens. Il est vraisemblable que par les faisceaux secondaires qui se terminent au voisinage du

Digitized by Google

sommet de la tige, les substances utilisables sont distribuées au bourgeon végétatif et servent à sa croissance.

Lorsque les réserves font défaut, comme dans les *Dracœna*, leur rôle paraît être rempli par les matières directement élaborées par la plante, et qui circulent dans le tissu libérien des faisceaux de la couche ligneuse.

Cette fonction que j'attribue aux faisceaux secondaires permet d'expliquer simplement et d'une manière précise, des faits anciennement connus (1). Si l'on vient, en effet, à couper l'extrémité de la tige d'un *Dracœna*, d'un *Yucca* ou de toute autre plante analogue, des bourgeons se forment et se développent en autant de rameaux. Connaissant les relations des bourgeons avec les tissus d'épaisissement, on peut concevoir que les substances utilisables, antérieurement transportées par les faisceaux secondaires jusqu'au sommet végétatif, soient tout entières employées à la ramification de la tige.

Les botanistes qui ont voyagé dans les pays chauds ont bien des fois rapporté ce fait que des *Dracœna*, ouverts et creusés intérieurement, continuaient à vivre. D'après Dupetit-Thouars, tel de ces végétaux ainsi vidés n'avait plus pour tige qu'une paroi limitante dont l'épaisseur était comparable à celle d'une planche ; pourtant, il végétait parfaitement, et poussait des bourgeons qui se développaient en rameaux vigoureux. La structure que nous avons décrite chez ces arbres et les fonctions particulières dévolues à leurs divers organes permettent de se rendre compte de cette merveilleuse résistance à la destruction. Les mutilations, en effet, n'ont fait qu'enlever le conjonctif central, les faisceaux ayant appartenu à des feuilles disparues, et aussi probablement une partie de la couche secondaire. Mais les faisceaux des feuilles supérieures, qui s'arrêtent par anastomoses dans les régions élevées de la tige, sont conservés ; par suite les matières élaborées continuent à affluer vers les faisceaux de la zone secondaire, laquelle forme seule la paroi plus ou moins épaisse qui constitue la tige sur une grande partie de son étendue. Aussi, la production des bourgeons et leur végétation ont lieu normalement.

(1) De Candolle : *Organographie végétale*, I, p. 236.

Digitized by Google

Si l'on songe, de plus, que les racines sont en rapport avec les faisceaux secondaires, et que dans ceux-ci les trachéides représentent morphologiquement et physiologiquement des vaisseaux véritables, on voit que la circulation des sucs nourriciers n'est nullement entravée par la suppression des tissus internes de la tige.

IV. — Affinités anatomiques des Monocotylédones a accroissement secondaire avec les Dicotylédones.

Pour terminer ce chapitre, je passerai en revue une série de faits anatomiques, aujourd'hui presque classiques, qui démontrent que la structure secondaire des Monocotylédones n'est pas une anomalie, comme on l'a souvent répété, mais un perfectionnement.

C'est une loi de biologie générale que plus un organisme se complique, plus il se perfectionne. A la complexité morphologique correspond toujours un ensemble plus parfait de fonctions, et par suite une vitalité plus grande de l'individu.

Cette loi est applicable aux Monocotylédones à croissance secondaire qui, par l'acquisition d'organes nouveaux, se sont élevées dans la classe, et, par certains caractères de morphologie interne, confinent aux Dicotylédones.

On sait, en effet, que dans certaines familles de Dicotylédones, les Nyctaginées, les Chénopodiacées, les Amarantacées, les Stylidiées, etc., le cambium qui produit le bois et le liber n'a qu'une activité temporaire. Dans ces familles, le cambium cesse de fonctionner à un moment donné, aussi bien dans la racine que dans la tige. Mais alors le péricycle se cloisonne tangentiellement et produit des éléments de nouvelle formation aux dépens desquels se différencient des cercles concentriques de nouveaux faisceaux libéroligneux. Par ce procédé le cylindre central continue à élargir son diamètre.

Sans entrer dans les détails que comporte cette question des faisceaux surnuméraires des Dicotylédones, détails que l'on trouve soigneusement exposés dans le Mémoire de

Digitized by Google

M. Morot (1) sur le péricycle, nous ferons remarquer, d'accord avec cet auteur, que la distinction des divers ordres de faisceaux n'a pas une grande valeur, et qu'on ne doit attribuer d'importance qu'à deux faits, à savoir que les méristèmes successifs qui donnent naissance aux cercles plus ou moins réguliers de faisceaux libéroligneux sont d'origine péricyclique, et que le mode de différenciation de ces méristèmes, « de quelque ordre qu'ils soient, reste absolument le même ».

Les faisceaux surnuméraires des Monocotylédones sont, à notre avis, d'après le mode d'activité du méristème tel que nous le concevons, d'ordres les plus divers. On doit continuer à les appeler « faisceaux secondaires » pour les distinguer, *dans leur ensemble*, de la masse des faisceaux primaires. Ce qu'il y a d'intéressant à constater, c'est que dans la tige ces faisceaux tirent toujours leur origine du péricycle ; dans la racine des *Dracœna*, nous l'avons vu, le méristème se forme assez souvent dans l'écorce, mais il est bien des exemples aussi où il est situé dans le péricycle, et cela suffit pour établir entre les deux grandes classes de végétaux le rapprochement que nous voulons.

La différence essentielle qui existe entre les Dicotylédones et les Monocotylédones, au sujet de la formation des faisceaux surnuméraires, est la suivante : dans les premières, le méristème donne naissance à ces faisceaux en produisant du bois à sa face interne et du liber à sa face externe ; dans les secondes, les faisceaux secondaires proviennent du cloisonnement de quelques-uns des éléments issus des divisions tangentielles des cellules-mères qui forment l'anneau de méristème.

Néanmoins, malgré cette dissemblance, on ne peut contester de réelles analogies entre les deux modes d'accroissement diamétral. Entre les Monocotylédones à épaississement limité et les Dicotylédones, doivent donc s'intercaler les Monocotylédones à formations secondaires. Celles-ci constituent un groupe où l'on peut établir une sorte d'échelle de complication organique. Près des Monocotylédones à croissance uniquement primaire, il convient de ranger la plupart des Aloïnées

(1) L. Morot : *Loc. cit.*, p. 240 et 271.

Digitized by Google

(*Haworthia, Apicra, Gasteria*, certains *Aloe*), dont la tige possède un méristème secondaire à activité limitée et cesse bientôt de croître en épaisseur. Par le *Lomatophyllum* et quelques *Aloe*, qui sont subarborescents, nous passons à la tribu des Dracœnées qui renferme les Monocotylédones vraiment arborescentes dont le tronc augmente de diamètre d'une façon continue (*Dracœna*, *Cordyline*, *Yucca*, etc). Tels sont les principaux types auxquels peuvent être rattachés d'autres végétaux du même groupe (*Agave*, *Fourcroya*, *Crinum*, etc.). Ils nous permettent d'arriver par degrés aux familles de Dicotylédones déjà citées qui, elles, occupent les échelons inférieurs de la classe. Que l'on suppose, dans celles-ci, le cambium doué d'une activité permanente, les méristèmes péricycliques disparaissent, et nous parvenons au type général des Dicotylédones.

Ainsi comprise, l'organisation des Monocotylédones à accroissement secondaire cesse de paraître une anomalie pour revêtir des caractères de perfectionnement qui leur assignent une place bien déterminée dans l'enchaînement des groupes végétaux.

Résumé du Chapitre II.

Les principaux résultats acquis dans ce chapitre peuvent se résumer de la façon suivante :

Au point de vue de la structure de l'appareil végétatif, les Monocotylédones à accroissement secondaire se répartissent en deux groupes, suivant que le parenchyme secondaire se lignifie ou reste mou. Le genre *Dracœna* représente le type le mieux caractérisé du premier groupe où prennent place également les *Lomatophyllum*, les *Aloe* et les *Cordyline*.

Le *Cohnia flabelliformis*, les *Yucca*, *Agave*, *Tamus*, *Testudinaria*, *Dioscorea*, forment un second groupe.

Nous avons reconnu dans le conjonctif central de la tige deux sortes de faisceaux primaires : les uns à vaisseaux annelés et spiralés ; les autres à trachéides avec liber central ou excentrique et externe (*Yucca*, *Agave*, quelques Aloïnées). Il existe des formes intermédiaires ou de passage. Ce sont des traces

Digitized by Google

foliaires qui changent de constitution dans leur parcours à travers la tige : pourvues de faisceaux proprement dits depuis la base de la feuille jusqu'au voisinage de l'axe de la tige où elles décrivent une courbe à convexité interne, elles ne contiennent que des trachéides plus bas, dans le trajet vertical qu'elles suivent à la périphérie du cylindre primaire.

Tous ces faisceaux sont communs à la tige et aux feuilles ; ils s'anastomosent entre eux. Leur développement est centrifuge.

Le méristème d'où dérivent les tissus secondaires, parenchyme ou faisceaux, est d'origine péricyclique. L'examen des plantules de *Cohnia flabelliformis* m'en a fourni une preuve nouvelle. Ce méristème, à part quelques exceptions, n'apparaît qu'au-dessous de la région feuillée dans les *Dracœna* et le *Cohnia*.

L'accroissement se fait par divisions répétées de cellules-mères dont l'ensemble constitue l'anneau de méristème. Chaque cellule-mère se cloisonne tangentiellement et donne naissance à un certain nombre de cellules disposées en file radiale : parmi celles-ci, l'une prend fonction de nouvelle cellule-mère, les autres forment un peu d'écorce secondaire et du parenchyme aux dépens duquel, par un nouveau cloisonnement en divers sens, se différencient des cordons de desmogène, ébauches des faisceaux secondaires.

Ces faisceaux se composent de trachéides et de tissu libérien. Les trachéides enveloppent complètement le liber (*Dracœna*, *Aloe*, *Lomatophyllum*, *Cohnia*), où sont groupés au bord interne des faisceaux (*Yucca*, *Agave*, certaines Aloïnées). Elles proviennent chacune de l'élongation et de la lignification d'une cellule unique.

Dans les rhizomes de Dioscoréacées, il n'y a pas de trachéides. Tous les faisceaux, primaires et secondaires, sont construits sur le même type : ce sont des faisceaux libéroligneux normaux.

Lorsque le parenchyme secondaire reste mou, il peut prendre un grand développement et se remplir de substances de réserve. On y trouve des huiles grasses chez le *Cohnia*, des sucres chez les *Yucca*, de l'amidon chez les Dioscoréacées (*Dioscorea*, *Tamus*, *Testudinaria*).

Pour fixer le rôle des tissus secondaires, il convient d'examiner successivement le parenchyme et les faisceaux. Quand le

Digitized by Google

parenchyme se lignifie, il forme du tissu de soutien pour la tige ; s'il demeure à parois minces, il peut devenir un lieu d'accumulation de diverses matières de réserve.

Les faisceaux ont un rôle multiple. Ils remplissent d'abord une fonction générale, qui est de transporter, par leur liber, les substances de réserve ou les matières élaborées vers les points où elles doivent être utilisées par la plante (bourgeon terminal, bourgeons adventifs). Leurs trachéides constituent, en même temps qu'un système conducteur, des organes de soutien pour la tige. Enfin, ces faisceaux secondaires, partout où ils existent, servent de base d'insertion au système vasculaire des racines et à celui des bourgeons.

La structure secondaire des Monocotylédones n'est pas une anomalie, mais un perfectionnement. Les Monocotylédones qui en sont pourvues sont les plus élevées dans la classe, et se rapprochent des Dicotylédones appartenant à certaines familles, Nyctaginées, Chénopodiacées, Amarantacées, Stylidiées, où on observe dans la racine et dans la tige, la formation de cercles concentriques de faisceaux différenciés aux dépens de méristèmes péricycliques.

Chapitre III

L'AXE FLORIFÈRE ET LA FEUILLE

Le pédoncule floral et la feuille, organes transitoires destinés à disparaître aussitôt après avoir rempli leurs fonctions, ne présentent jamais de formations secondaires. La structure du pédoncule floral a une grande analogie avec celle de la tige des Monocotylédones qui occupent les degrés inférieurs de la classe et cessent de croître en épaisseur lorsqu'elles ont terminé leur organisation primaire.

Digitized by Google

I. Axe florifère

Il me suffira de décrire les pédoncules floraux de quelques-unes des Monocotylédones qui font l'objet de ce travail, pour établir le type anatomique auquel ils se ramènent tous.

Prenons comme premier exemple l'axe principal de l'inflorescence du *Cohnia flabelliformis*. Cet axe, en coupe transversale, offre la constitution suivante : au-dessous d'un épiderme recouvert d'une faible cuticule s'étend une écorce relativement peu large renfermant des faisceaux libéroligneux qui se rendent aux bractées. Les deux ou trois assises corticales internes sont épaissies, ainsi que celle qui entoure chaque faisceau ; il n'y a pas d'endoderme caractérisé. Cependant la limite entre l'écorce et le cylindre central est marquée par une couche prosenchymateuse formée par les cellules les plus externes du corps central, et dans laquelle sont comprises les portions périphériques des faisceaux libéroligneux : c'est la gaine externe (*Aussenscheide*) de Falkenberg.

Tout le reste du conjonctif central a des parois minces. Il renferme des faisceaux libéroligneux assez nombreux. Chacun de ces faisceaux, composé de vaisseaux annelés et spiralés à son bord interne et d'un paquet libérien externe, est entouré d'une gaine fibreuse complète. Remarquons que ces faisceaux ne sont pas construits comme les faisceaux normaux que nous avons décrits dans la tige ; avec leurs éléments vasculaires disposés en V, ils se rattachent plutôt au type fasciculaire de la plupart des Monocotylédones à épaississement limité.

Le pédoncule floral du *Dracœna marginata* offre des caractères particuliers. Les deux assises corticales sous-jacentes à l'épiderme sont lignifiées. Le reste de l'écorce, de largeur très faible, est à parois minces. La limite entre l'écorce et le cylindre central n'est pas définie et reste indécise en dehors de la rangée des faisceaux libéroligneux externes. Le conjonctif central est uniformément épaissi. Les faisceaux qu'il renferme sont entourés d'une gaine fibreuse, plus épaisse à la face dorsale du liber ; les vaisseaux annelés et spiralés affectent la même

Digitized by Google

disposition que dans l'axe florifère du *Cohnia*, mais leur lumen est plus étroit.

L'inflorescence du *Lomatophyllum borbonicum* présente la constitution suivante : l'axe principal, né à l'aisselle d'une des feuilles supérieures, est aplati, foliacé, denté sur les bords. Il se divise à son sommet en un certain nombre de rameaux arrondis qui portent les fleurs.

En coupe transversale, l'axe principal offre un épiderme à peine cuticulisé, au-dessous duquel s'étend l'écorce molle et étroite. Celle-ci contient des faisceaux à éléments libériens et ligneux très réduits ; mais chacun d'eux est pourvu de larges cellules sécrétrices situées au côté externe du liber, et semblables à celles que nous trouverons dans la feuille. A la face interne de l'écorce, il y a pas d'endoderme caractérisé. Comme dans le *Cohnia*, la limite entre la région corticale et le cylindre central est indiquée par une gaine prosenchymateuse due à la lignification des cellules externes du corps central. Le reste du conjonctif est formé de cellules arrondies, à membrane épaissie. Les faisceaux libéroligneux ne présentent qu'un arc fibreux en dehors du liber ; ils sont remarquables par l'abondance de leur tissu libérien et le nombre relativement restreint de leurs vaisseaux.

Les axes secondaires présentent la même constitution.

II. — Feuille

Je distinguerai parmi les feuilles deux types de structure : le premier est caractérisé par le grand développement du tissu mécanique ; le second, que l'on observe dans la tribu des Aloïnées, se distingue par l'absence de ce tissu et par la présence d'organes sécréteurs qui accompagnent les faisceaux. De là deux groupes où prendront place les espèces que je choisirai comme exemples.

1° *Feuilles pourvues d'éléments de soutien.*

Je commencerai par la description de la feuille du *Cohnia flabelliformis*. Cette feuille, longue d'un mètre environ, sessile,

Digitized by Google

engainante, est formée d'une portion épaisse, pétioliforme, et d'un limbe étalé, muni d'une forte nervure médiane et de nombreuses autres nervures fines, non proéminentes.

La structure de cette feuille étant différente suivant la région que l'on considère, il importe, pour en avoir une idée complète, de pratiquer des coupes à divers niveaux.

Sur la coupe transversale de la portion pétioliforme, on observe, en allant de la face supérieure à la face inférieure : un épiderme formé de cellules très petites, et recouvert d'une faible cuticule. Au-dessous, trois ou quatre rangées de cellules aplaties. Puis, un parenchyme moyen à cellules arrondies, minces, sans méats intercellulaires, et dans lequel sont situés les faisceaux libéroligneux. Cette zone moyenne est limitée, en bas, par une série de cordons fibreux ou de lames fibreuses, parallèle à la face inférieure de la feuille (*cf* et *lf*, fig. 17, pl. III). Quatre rangées de cellules environ et une assise hypodermique très nette la séparent de l'épiderme inférieur protégé par une cuticule assez épaisse. Il y a des stomates sur les deux faces foliaires.

La couche fibreuse parallèle à la face inférieure forme un tissu de soutien remarquable. Elle résulte du cloisonnement et de la lignification de certaines cellules de parenchyme. De part et d'autre du plan axial de la feuille, ce sont des cordons fibreux isolés les uns des autres. Plus latéralement, ces cordons se réunissent pour former de véritables lames fibreuses plus ou moins continues. A une certaine distance des bords, ils disparaissent, et le rôle de soutien est uniquement rempli par le péricycle fibreux des faisceaux, devenu plus épais.

La région médiane est formée d'un parenchyme moyen très abondant parcouru par de nombreux faisceaux libéroligneux. Chacun d'eux est pourvu d'un endoderme dont les éléments se distinguent des cellules voisines par leur diamètre plus petit. Le péricycle fibreux forme une gaine épaisse qui enveloppe complètement le bois et le liber.

Les faisceaux les plus voisins de la face inférieure sont orientés normalement le bois en haut et le liber en bas. Dans les couches moyennes, ils ont subi un mouvement de torsion sur leur axe. Au voisinage de la face supérieure, tous les faisceaux ont tourné d'un angle de 180° sur leur axe : leur bois est

Digitized by Google

en bas, et leur liber en haut. Il en résulte que les faisceaux situés sous les deux faces de cette région de la feuille se regardent par leur bois.

Tous ces faisceaux sont de diamètre variable. Les plus petits ont leurs éléments conducteurs très réduits ; ceux-ci ont presque disparu dans quelques-uns de ces faisceaux qui ont l'aspect de cordons fibreux.

Au niveau de cette partie pétioliforme, la feuille s'amincit graduellement vers les bords. Les faisceaux diminuent également de nombre et finissent par se disposer sur un seul plan, les gros alternant régulièrement avec les petits. Les cordons fibreux n'existent plus vers les bords ; par contre, les gaines péricycliques sont plus épaisses.

Les divers caractères anatomiques de cette région sont représentés d'une façon schématique dans la fig. 17.

Le limbe de la feuille se compose de deux parties : une grosse nervure médiane, saillante, et deux lames latérales minces.

En coupe transversale, la nervure médiane offre, entre deux épidermes lignifiés et cuticulisés, un parenchyme à peu près homogène renfermant un grand nombre de faisceaux. Contre l'épiderme inférieur sont appuyés des faisceaux libéroligneux pourvus d'une gaine péricyclique fortement sclérifiée ; leur liber surtout est recouvert d'une épaisse calotte fibreuse. Entre eux se trouvent de petits faisceaux à éléments conducteurs réduits ; ceux-ci ont même disparu dans quelques-uns de ces faisceaux devenus de simples cordons fibreux. Il n'y a plus de fibres particulières issues du cloisonnement des cellules de parenchyme.

Tous les autres faisceaux, de dimensions variables, possèdent, comme les précédents, une gaine péricyclique lignifiée. De même que dans la région pétioliforme, on voit les faisceaux de la zone moyenne subir un mouvement de torsion autour de leur axe ; cette torsion équivaut à un angle de 180° pour les faisceaux rangés sous l'épiderme supérieur, dont le liber, orienté vers le haut, est alors protégé par la portion la plus épaisse de l'étui fibreux.

Il reste maintenant à étudier la constitution de la partie

Digitized by Google

amincie et étalée de la feuille (fig. 11, pl. II). Les deux épidermes sont cuticulisés. La cuticule *c* est plus épaisse sur l'épiderme supérieur *ep*, au dessous duquel on trouve deux rangées de grandes cellules à contenu clair et aqueux *ca*. Le reste du parenchyme est constitué par huit ou dix rangées cellulaires, sans méats, contenant de la chlorophylle et parsemées de larges cellules à raphides. Ce parenchyme est parcouru par de nombreux faisceaux libéroligneux, parallèles entre eux et très rapprochés les uns des autres. Ces faisceaux, de dimensions variables, sont tous munis d'une gaine fibreuse *f* plus épaisse en dehors du bois *b* situé normalement en haut. L'endoderme périfasciculaire très net dans la nervure médiane, n'est plus distinct ici. Les plus gros faisceaux, qui n'alternent point régulièrement avec les petits, s'étendent d'un épiderme à l'autre, les soulèvent même pour pouvoir se loger dans l'épaisseur de la feuille. Les grandes cellules à contenu aqueux sont, à leur niveau, réduites à une seule rangée et comprimées entre eux et l'épiderme supérieur. De la sorte, les deux faces de la feuille ont un aspect ondulé ; elles portent toutes les deux des stomates.

Les feuilles de *Dracœna* offrent aussi un remarquable développement de tissu mécanique. La coupe transversale de la feuille du *D. umbraculifera* offre deux rangées de cordons fibreux très rapprochés les uns des autres, situés sous les deux épidermes, et formant, en partie, l'appareil de soutien. Dans la nervure médiane, on observe, au milieu des cordons fibreux, des faisceaux presqu'entièrement scléreux. Un autre rang de faisceaux s'étend parallèlement à l'épiderme inférieur de la nervure médiane et se continue dans les lames latérales de la feuille. Au-dessus, dans la nervure, se trouvent encore quelques faisceaux. Il est intéressant de noter que ces faisceanx de la région médiane, ainsi que les premiers de ceux qui occupent les parties latérales de la feuille, sont orientés de façon à tourner leur bois vers le plan axial de la feuille. Il en résulte que les uns ont conservé leur orientation normale, tandis que les autres s'en sont écartés d'un quart de cercle ou d'un demi-cercle. Plus on s'approche des bords de la feuille, plus on voit ces faisceaux se redresser et diriger, comme à l'ordinaire, leur bois en haut et leur liber en bas. La gaine scléreuse que nous avons vue, dans le *Cohnia*, envelopper complètement les éléments

Digitized by Google

conducteurs des faisceaux, n'est plus représentée que par une calotte fibreuse coiffant le liber. La feuille du *D. umbraculifera* présente enfin une ébauche de tissu en palissade composé de deux assises de cellules polyédriques perpendiculaires sur l'épiderme supérieur.

Une description analogue à la précédente pourrait être faite pour la feuille du *D. fragrans*.

Dans la feuille du *D. ferrea*, l'appareil de soutien est uniquement constitué par les éléments fibreux qui font partie des faisceaux. Ceux-ci sont, en effet, pourvus chacun d'une gaine fortement sclérifiée. Quelques-uns, presque complètement dépouillés d'éléments conducteurs, sont à l'état de cordons fibreux et semblent ne plus jouer qu'un rôle de soutien. Au voisinage de la face supérieure, les faisceaux ont subi un mouvement de torsion sur leur axe ; mais ce mouvement n'est pas aussi accusé que dans les exemples précédents, et la valeur de la torsion n'atteint jamais un demi-cercle.

La nervure médiane de la feuille du *D. congesta*, très peu développée, ne renferme que deux faisceaux superposés. Le faisceau inférieur est muni d'un arc fibreux épais qui l'enveloppe à moitié et vient s'appuyer contre l'épiderme. Deux séries assez régulières de cordons fibreux s'étendent parallèlement aux deux faces de la feuille. Les faisceaux sont placés sur un seul rang dans les parties latérales ; ils sont entourés chacun d'une gaine fibreuse, avec prédominance des fibres en dehors du bois et du liber.

Cette dernière disposition est aussi réalisée dans la feuille du *D. Draco*, où les faisceaux occupent deux plans superposés et alternent entre eux dans ces deux plans. Parallèlement aux faces, on observe deux séries de cordons fibreux. Il est probable que ce sont des faisceaux ayant perdu leurs éléments conducteurs et transformés en cordons fibreux ; du moins chacun d'eux est entouré d'une assise parenchymateuse absolument semblable à l'endoderme très distinct des autres faisceaux.

Ainsi donc, nous voyons par les exemples ci-dessus qu'un certain nombre de faisceaux communs, en pénétrant dans la feuille, s'appauvrissent en éléments du bois et du liber, et peuvent se transformer en groupes purement fibreux ne jouant plus qu'un rôle de soutien. Il est intéressant de rappeler, à

Digitized by Google

propos de ce fait observé chez le *Cohnia* et les *Dracæna*, que des modifications analogues ont été décrites par M. Van Tieghem (1) dans les faisceaux des *Acorus*. Mais dans ces Aroïdées, la transformation des faisceaux communs en cordons fibreux s'opère dans l'écorce et quelquefois même dans le cylindre central, et on les retrouve avec les mêmes caractères dans les feuilles.

J'ai dit que les fibres qui enveloppent les tissus conducteurs des faisceaux sont d'origine péricyclique ; M. Pirotta (2) qui en a observé d'analogues dans les feuilles de *Dasylirion*, les regarde comme des cellules libériennes.

Ces éléments fibreux n'ont, à notre avis, rien de commun avec le liber. Dans le *Cohnia flabelliformis*, par exemple, les faisceaux en voie de différenciation présentent chacun, au début, un péricycle simple qui se cloisonne ensuite en divers sens pour donner naissance aux cellules fibreuses. Dans les espèces où l'endoderme périfasciculaire est distinct et où les gaines scléreuses sont complètes, celles-ci correspondent bien au péricycle. Dans la feuille du *D. umbraculifera*, où l'assise endodermique se différencie nettement du reste du parenchyme, le péricycle, simple de chaque côté du faisceau, se continue directement avec les deux arcs fibreux qui recouvrent d'un côté le bois et de l'autre le liber.

C'est ce que l'on observe également dans la feuille du *Yucca aloifolia*. Les faisceaux et les groupes fibreux rangés parallèlement aux deux faces de la feuille ont les mêmes caractères anatomiques que dans le *D. umbraculifera;* mais le parenchyme foliaire est mieux différencié : sous l'épiderme supérieur s'étend une double assise palissadique, et la couche moyenne est formée de tissu lacuneux. Les bords de la feuille sont soutenus par deux gros faisceaux à éléments vasculaires réduits, ou complètement transformés en cordons scléreux.

La feuille des *Agave* (*A. attenuata*, *A. americana*) présente du tissu palissadique formé de quatre ou cinq assises cellulaires, et un parenchyme moyen non lacuneux, constitué par de

(1) Van Tieghem : *Structure des Aroïdées*, p. 173.
(2) Pirotta : *Annuario del R. Instituto Bot. di Roma*. III, 1888, p. 173.

Digitized by Google

grandes cellules arrondies et lâchement unies. Ce parenchyme contient des faisceaux peu nombreux, de dimensions différentes, entourés chacun d'un endoderme d'une netteté parfaite, dont les éléments se distinguent des cellules avoisinantes par leur diamètre beaucoup plus petit. Au-dessous de cet endoderme vient une assise péricyclique qui ne s'est cloisonnée et ne s'est sclérifiée qu'en dehors du liber. Ces portions fibreuses du péricycle fasciculaire sont les seuls organes de soutien de la feuille.

D'une façon générale, dans toutes les espèces que nous venons d'examiner, les faisceaux longitudinaux de la feuille sont réunis par des branches anastomotiques transversales.

Quelques Aloïnées offrent un arc fibreux en dehors du liber de leurs faisceaux foliaires. Ainsi, dans l'*Haworthia coarctata* et l'*Apicra spiralis*, les cellules issues du cloisonnement de la portion du péricycle superposée au liber, au lieu de devenir des cellules sécrétrices, comme dans la plupart des espèces de la même tribu, lignifient leur membrane et se différencient en fibres.

M. Trécul (1) a observé l'existence d'un arc fibreux sur le côté externe du liber dans d'autres espèces (*Haworthia Reinwardtii, attenuata, fasciata, etc.*).

Nous passons ainsi de la série des feuilles pourvues d'éléments de soutien d'origine péricyclique à celle où le péricycle donne naissance uniquement à des organes sécréteurs. Ces organes se rencontrent dans le plus grand nombre des espèces de cette même tribu des Aloïnées.

II. — Feuilles pourvues d'organes sécréteurs.

M. Trécul a étudié les cellules à suc propre des Aloès. Pour lui, ces cellules font partie du tissu cribreux, de même que les fibres, dans les espèces où elles existent, sont à son avis des fibres libériennes.

(1) Trécul : *Du suc propre dans les feuilles des Aloès* (An. sc. nat. Bot. 5e série. T. XIV, 1871.

Digitized by Google

Je décrirai les feuilles d'un certain nombre d'espèces d'Aloïnées, en m'efforçant de montrer que toutes ces productions sont, en réalité, d'origine péricyclique. Puis, j'examinerai la nature, encore discutée, des organes qui contiennent le suc d'Aloès.

La structure générale de la feuille des Aloïnées est bien connue. Au-dessous d'un épiderme fortement cuticulisé et à parois épaisses, s'étend une zone de cellules arrondies dans la partie inférieure, plus ou moins palissadiques du côté de la face supérieure. Dans l'*Aloe arborescens*, elles sont palissadiques sur les deux faces. Cette zone, remplie de chlorophylle, entoure un parenchyme central formé de larges cellules lâchement unies entre elles, à contenu incolore, visqueux et acide. Le parenchyme chlorophyllien est parfois nettement séparé de la masse centrale par une assise de cellules allongées tangentiellement (*Aloe arborescens*, *Haworthia cordifolia*). C'est à la limite de ces deux régions que sont rangés les faisceaux libéroligneux qui sont de dimensions variables, et dont les petits alternent plus ou moins régulièrement avec les gros. Ces faisceaux sont tous orientés de façon à diriger leur bois vers la partie centrale de la feuille. Ceux qui occupent le plan supérieur ont dû, pour prendre cette orientation, tourner de 180° sur leur axe ; nous avons vu plus haut que ce mouvement de torsion s'opère pendant leur trajet dans la tige.

Tous ces faisceaux sont réunis par d'autres petits faisceaux transversaux qui longent la limite des deux régions parenchymateuses. On sait que chacun de ces petits faisceaux, composé de quelques vaisseaux annelés internes et d'un groupe de tissu criblé externe, vient se mettre en contact avec deux faisceaux longitudinaux voisins ou plus ou moins éloignés l'un de l'autre, en passant en dedans de tous les faisceaux intermédiaires sans établir de relation avec eux. J'ai vu, dans la feuille du *Gasteria glabra*, quelques-uns de ces petits faisceaux se bifurquer durant leur trajet d'un faisceau longitudinal à l'autre, traverser le parenchyme central, et aller s'anastomoser avec un faisceau transversal du côté opposé.

Chacun des faisceaux longitudinaux est entouré d'une assise de cellules endodermiques à membrane mince, qui se distin-

Digitized by Google

guent souvent très bien du reste du parenchyme, surtout au bord interne du faisceau, dans sa partie qui touche aux larges cellules centrales. Il peut se faire aussi, comme dans la feuille de l'*Haworthia cordifolia*, que le faisceau, au lieu d'être situé à la limite des deux zones foliaires, soit placé plus intérieurement dans la masse centrale. Alors l'existence d'un endoderme périfasciculaire ne peut faire aucun doute. Cette assise endodermique est doublée intérieurement d'un péricycle généralement simple dans sa moitié interne contre laquelle vient s'appuyer le premier vaisseau du bois ; mais il se compose, en dehors du liber, de larges cellules accompagnées d'un certain nombre d'autres cellules à lumière plus étroite. Ces éléments sont en nombre variable selon les espèces ; ce sont eux qui renferment le suc d'Aloès.

Les gros faisceaux en contiennent nécessairement plus que les petits. C'est dans le genre *Aloe* que l'on trouve les plus larges de ces cellules sécrétrices : l'*A. arborescens*, par exemple, en offre de très développées. Leur diamètre est bien moindre dans le genre *Haworthia*, et surtout dans les *Gasteria* et les *Apicra*.

Quelle est la nature de ces organes sécréteurs des feuilles des Aloïnées ? Sont-ce des cellules sécrétrices ou des canaux sécréteurs ? D'après Unger le suc d'Aloès est localisé dans les cellules prismatiques qui accompagnent les faisceaux et aussi dans des canaux intercellulaires.

De ses recherches sur les divers *Aloe* et surtout l'*A. mitræformis*, M. Trécul tire des conclusions un peu différentes. « Les cellules d'un même cordon, à une hauteur donnée, sont, dit-il, d'activité diverse ou d'âge différent. Il y a un changement d'utricules que j'oserais presque dire permanent : tandis que les unes s'affaissent ou sont résorbées, d'autres se développent à côté.» Ces cellules résorbées laissent le suc libre dans des cavités très étendues, lacuneuses, qui ont pu être prises pour des canaux intercellulaires. Mais, pour l'auteur, ces canaux n'existent pas ; il n'y a que des cellules spéciales qui, en se résorbant, forment des lacunes, lesquelles peuvent devenir de véritables canaux continus, s'il y a disparition des cloisons des cellules superposées et fusion de ces cellules.

Digitized by Google

Comme le pense avec raison M. Trécul, ces sortes de canaux doivent se former surtout dans les Aloïnées des contrées chaudes où le suc est sécrété abondamment. Aussi ai-je utilisé les spécimens de *Lomatophyllum borbonicum* de provenance exotique que je possédais, pour étudier attentivement la structure des organes sécréteurs de la feuille. Je vais exposer brièvement les résultats auxquels m'ont conduit mes recherches.

La feuille du *Lomatophyllum borbonicum* présente la constitution générale des feuilles des autres Aloïnées. La zone périphérique ne renferme aucune trace de tissu palissadique et est tout entière formée de cellules arrondies ; elle est plus large sur les bords de la feuille, et contient à ce niveau un certain nombre de faisceaux libéroligneux, de même que le parenchyme central peut en contenir dans d'autres espèces, ainsi que je l'ai montré plus haut. En outre, d'autres faisceaux de dimensions différentes sont rangés à la limite des deux zones parenchymateuses, réunis par des branches transversales.

Si l'on suit le développement de ces faisceaux, on voit que, pendant que la différenciation des vaisseaux et du tissu cribreux s'effectue en convergeant vers l'axe du cordon procambial, les cellules péricycliques du bord externe se divisent par des cloisons diversement inclinées. Puis, certaines d'entre elles élargissent leur diamètre et s'allongent, tandis que les autres, demeurées plus étroites, les entourent à la façon des cellules de bordure des canaux sécréteurs bien connus des Dicotylédones. Tel est l'aspect des organes sécréteurs situés en dehors du liber dans une feuille âgée de *L. borbonicum*. Sur la coupe transversale d'un faisceau foliaire du *L. borbonicum* (fig. 16, pl. III), on peut voir, en dehors du liber *l*, ces larges cellules sécrétrices *cs* bordées par des cellules plus étroites.

On peut s'assurer que ces espaces à large lumière que l'on observe sur la coupe transversale ne sont pas des canaux intercellulaires. En section longitudinale, en effet, ils se présentent comme de véritables tubes à parois propres, pourvus de loin en loin de cloisons transversales.

Ces tubes cloisonnés qui ne sont que des séries de cellules agrandies et superposées, sont remplis, de même que les cellules qui les bordent, d'un contenu jaune foncé analogue au suc des

Digitized by Google

Aloe. M. Trécul pense que, tandis que les larges cellules qui renferment ce suc sont résorbées, les cellules limitrophes se développent et les remplacent. Pour ma part, je n'ai pu observer cette substitution.

Il me paraît plus vraisemblable d'admettre que les cellules qui accompagnent les tubes cloisonnés sécrètent le suc et le déversent dans ces derniers. En conséquence, plus l'activité sécrétrice sera grande, plus les cellules sécrétrices limitrophes devront être nombreuses. C'est précisément ce que j'ai constaté en comparant l'*Aloe arborescens* provenant d'une serre et le *L. borbonicum* qui avait poussé sous son climat naturel. L'*Aloe* qui fournit plus de suc que tous les autres genres de la même tribu, n'en contenait qu'une faible quantité et de rares cellules limitrophes; celles-ci étaient au contraire nombreuses autour des larges cellules, et toutes étaient remplies de suc, dans le *L. borbonicum*.

D'autres observations faites chez les Dicotylédones me semblent confirmer l'opinion que j'ai émise. Dans la tige de l'*Ipomœa Batatas*, en effet, il existe des canaux sécréteurs entourés d'un certain nombre de cellules de bordure. Les réactifs spéciaux dont j'ai fait mention plus haut m'ont permis de déceler dans le contenu de ces canaux de gros globules d'huile grasse. Les cellules de bordure, ainsi que beaucoup des cellules voisines offraient également des gouttelettes huileuses. Je suis porté à croire que ces gouttelettes sécrétées par les cellules voisines viennent peu à peu se réunir, se collecter dans les canaux.

Il en serait de même pour le suc des Aloïnées et surtout des *Aloe*. Lorsque ces plantes végètent dans des conditions favorables, ce suc sécrété par les cellules limitrophes viennent se réunir dans les larges cellules spéciales juxtaposées bout à bout. Si la végétation est iintense, et que le suc sécrété est abondant, les parois des cellules collectrices peuvent se résorber, leurs cloisons de séparation peuvent disparaître, et il peut se former ainsi des canaux continus.

Telle serait l'origine de ces canaux que Unger croit être intercellulaires et qu'il a décrits sur des Aloïnées des régions chaudes. L'existence de ces canaux dont cet auteur n'a pas vu

Digitized by Google

le réel mode de formation, ne peut être niée, comme le remarque M. Trécul, si l'on songe que l'un des procédés d'extraction du suc d'Aloès semble fondé sur la présence de réservoirs libres contenant le suc propre, et consiste à couper les feuilles à la base et à les tenir debout dans des tonneaux, pour faciliter l'écoulement du liquide.

Résumé du chapitre III

En résumé, l'axe florifère et la feuille, qui sont des organes caducs, ne renferment pas de tissus secondaires.

Le pédoncule floral est construit comme la tige des Monocotylédones dont la structure est uniquement primaire. La limite entre l'écorce et le cylindre central est établie par une gaine prosenchymateuse externe provenant de la lignification des cellules externes du corps central (*Cohnia flabelliformis, Lomatophyllum borbonicum*); ou bien, il n'existe pas de limite définie entre ces deux régions (*Dracœna marginata*). Il n'y a pas d'endoderme bien caractérisé.

Les faisceaux corticaux du pédoncule floral de *L. borbonicum* offrent, en dehors de leur liber, de grandes cellules sécrétrices semblables à celles que l'on rencontre dans les faisceaux de la feuille.

On distingue, parmi les feuilles, deux types de structure : le premier est caractérisé par le grand développement que prend le tissu mécanique ; le second comprend la plupart des espèces d'Aloïnées où ce tissu fait défaut, et où les faisceaux sont accompagnés d'organes sécréteurs.

Dans le premier cas, l'appareil de soutien est constitué : par des cordons fibreux ou des lames fibreuses, disposés en séries parallèles aux faces de la feuille, et issus du cloisonnement et de la lignification de certaines cellules de parenchyme (*Cohnia, Dracœna umbraculifera, D. congesta*); par le péricycle des faisceaux devenu scléreux sur toute son étendue ou seulement en dehors du bois et du liber. Dans le

Digitized by Google

Cohnia et la plupart des espèces de *Dracæna*, un certain nombre des faisceaux de la feuille s'appauvrissent en éléments conducteurs ; ceux-ci peuvent même disparaître tout à fait et les faisceaux passer à l'état de groupes fibreux qui sont autant d'organes de soutien.

Quelquefois les faisceaux voisins de la face supérieure tournent sur leur axe de manière à s'orienter à l'inverse de ceux de la rangée inférieure (*Cohnia*, *Dracæna umbraculifera*, *D. fragrans*). Ce mouvement de torsion du faisceau sur son axe a lieu pendant son parcours à travers la feuille.

Dans la feuille des Aloïnées, les faisceaux occupent deux plans superposés. Ceux du plan supérieur dont l'orientation est anormale, et qui présentent leur bois en bas et leur liber en haut, ont dû, pour se mettre dans cette position, tourner de 180° sur leur axe : ce mouvement s'est opéré pendant leur trajet dans la tige.

Les organes sécréteurs de la feuille des Aloïnées font partie des faisceaux ; ils sont d'origine péricyclique et se trouvent situés en dehors du liber. Ils se composent de larges cellules superposées en séries longitudinales et de cellules limitrophes plus étroites. Celles-ci sont les véritables cellules sécrétrices du suc d'Aloes qui vient se réunir et se collecter dans les premières. Quand la sécrétion est abondante, ainsi que cela a lieu pour les Aloïnées des pays chauds, les cloisons de séparation des grandes cellules peuvent se résorber, et il se forme ainsi des canaux continus.

CONCLUSIONS

Les résultats principaux auxquels nous ont conduit les recherches précédentes peuvent être consignés en un certain nombre de propositions qui sont en même temps les conclusions de ce travail.

I. — La plupart des Monocotylédones que nous considérons n'ont pas de formations secondaires dans leurs racines. Celles-ci offrent un remarquable développement de métaxylème et de

Digitized by Google

métaphloème, c'est-à-dire de bois et de liber primaires, mais de formation tardive et postérieure à la différenciation des faisceaux primitifs.

II. — La racine des *Dracœna* présente, dans sa structure primaire, ces mêmes caractères ; elle est la seule qui renferme en outre des tissus secondaires. Le méristème qui donne naissance à ces tissus est souvent d'origine péricyclique ; mais sa présence dans l'écorce, loin d'être une exception, est au contraire assez fréquente.

III. — Le cylindre de conjonctif primaire de la tige ne contient que des faisceaux communs. Ces faisceaux subissent des modifications dans leur parcours à travers la tige : ils sont pourvus de vaisseaux annelés et spiralés depuis la base de la feuille jusqu'à la courbe interne qu'ils décrivent. Puis, ils se dirigent vers la périphérie du cylindre où leur trajet devient presque vertical ; dans cette portion inférieure de leur course, ils ne présentent, comme éléments ligneux, que des trachéides. On observe toutes les formes de passage entre les faisceaux vasculaires et les faisceaux à trachéides.

IV. — Le méristème qui produit les tissus secondaires de la tige est d'origine péricyclique ; son activité commence généralement à se manifester à un niveau où l'organisation primaire de la tige est achevée. Il est formé par un ensemble de cellules-mères, c'est-à-dire de cellules qui, par divisions répétées, donnent naissance à un certain nombre d'autres cellules disposées en séries radiales. Parmi celles-ci, les unes prennent fonction de nouvelles cellules-mères ; les autres constituent une faible épaisseur d'écorce secondaire qui se juxtapose à l'écorce primaire ; d'autres enfin, et c'est le plus grand nombre, deviennent cellules de parenchyme.

V. — Quelques-unes de ces nouvelles cellules parenchymateuses se cloisonnent alors dans tous les sens pour donner des cordons de petites cellules délicates ou de desmogène secondaire. Ce sont les ébauches des faisceaux secondaires qui ne comprennent que des trachéides, du tissu libérien, et n'ont aucune relation

Digitized by Google

avec les feuilles. Les trachéides proviennent chacune de l'élongation et de la lignification d'une cellule unique.

Cette formation continue de nouveaux tissus détermine l'accroissement diamétral de la tige et parfois de la racine *(Dracœna)*.

Dans le rhizome des Dioscoréacées, les faisceaux primaires et secondaires ont même structure : ce sont tous des faisceaux vasculaires,

VI. — Les tissus secondaires se composent donc de parenchyme et de faisceaux à trachéides. Quand le parenchyme se lignifie, il constitue un organe de soutien pour la plante. Mais, chez certaines Monocotylédones, son rôle est tout différent. Tout en prenant un grand développement, il demeure à parois minces et se remplit de substances de réserve. On y trouve tantôt des sucres *(Yucca)*, tantôt de l'amidon *(Dioscorea, Tamus)*, tantôt des huiles grasses *(Cohnia)*.

Quant aux faisceaux, leur rôle est multiple. Ils ont d'abord comme fonction générale de transporter, par leur liber, vers les points où elles sont nécessaires, les substances utilisables par la plante. Par leurs trachéides, qui sont en même temps des éléments conducteurs, ils contribuent au soutien de la plante. Enfin, partout où ils existent, ils forment la base d'insertion du système vasculaire des racines et de celui des bourgeons.

VII. La présence des tissus secondaires chez certaines Monocotylédones n'est pas une anomalie, mais un perfectionnement. Ces Monocotylédones sont, par ce caractère, les plus élevées de la classe, et confinent aux Dicotylédones dont certaines familles offrent également, dans la racine et la tige, des cercles concentriques de faisceaux différenciés aux dépens de méristèmes péricycliques.

VIII. L'axe florifère et les feuilles sont toujours dépourvus de formations secondaires.

Les pédoncules floraux sont construits comme la tige des Monocotylédones dont l'organisation reste uniquement primaire.

Digitized by Google

Les feuilles sont remarquables soit par le développement du tissu de soutien, soit par l'existence d'organes sécréteurs. Le tissu de soutien y est représenté par des cordons fibreux d'origine parenchymateuse, par du sclérenchyme péricyclique, ou par des faisceaux appauvris en éléments conducteurs et devenus fibreux.

Les organes sécréteurs se rencontrent dans la feuille de la plupart des Aloïnées. D'origine péricyclique, ils sont situés au bord externe du liber des faisceaux, et se composent de larges cellules accompagnées d'autres plus étroites. Celles-ci sont les vraies cellules sécrétrices; dans les premières se déverse et se réunit le suc sécrété.

Qu'il me soit permis, en terminant, d'adresser l'expression de toute ma gratitude à M. le professeur Gaston Bonnier, qui a bien voulu me donner l'hospitalité, parmi ses élèves, dans les laboratoires qu'il dirige à la Sorbonne et à Fontainebleau. Je suis heureux de pouvoir le remercier ici de ses encouragements et de ses conseils.

Digitized by Google

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Géologie. — Rapports stratigraphiques et paléontologiques des terrains crétacés et des terrains tertiaires. — Nord et Sud de l'Europe.

Zoologie. — De l'autotomie chez les animaux.

Vu et approuvé:
Paris, le 23 Décembre 1893.
Le Doyen de la Faculté des Sciences,
G. DARBOUX.

Vu et permis d'imprimer :
Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris
GRÉARD.

Digitized by Google

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I

Fig. 1. — Coupe transversale d'une racine de *Dracœna marginata*. — *fs*, faisceau secondaire d'origine corticale ; *ps*, parenchyme secondaire cortical ; *end*, endoderme rompu au niveau de l'un des faisceaux secondaires ; *p*, péricycle composé ; *v*, rangée vasculaire externe ; *l*, faisceau libérien ; *m*, vaisseau de métaxylème ; *gf*, gaine fibreuse des vaisseaux ; *c*, conjonctif central.

Fig. 2. — Coupe transversale d'une racine de *Lomatophyllum borbonicum*. — *ec*, assises internes et fibreuses de l'écorce ; *end*, endoderme ; *p*, péricycle ; *v*, faisceau vasculaire externe composé de protoxylème dans sa moitié externe et de métaxylème dans sa moitié interne ; *l*, faisceau libérien ; *m*, vaisseau de métaxylème ; *f*, gaine fibreuse des vaisseaux ; *c*, conjonctif central.

Fig. 3. — Groupe cribro-vasculaire central d'une racine de *Dracœna marginata*. — *m*, large vaisseau de métaxylème ; *l*, liber ; *gf*, gaine fibreuse ; *c*, conjonctif central.

Fig. 4. — Groupe cribro-vasculaire d'une racine d'*Aloe arborescens*. — Les lettres ont la même signification que dans la figure précédente.

Fig. 5. — Coupe longitudinale d'une plantule de germination de *Cohnia flabelliformis*. — *f*, faisceau périphérique, non encore différencié, se courbant pour se rendre à une des feuilles du centre du bourgeon terminal ; *end*, endoderme de la racine passant dans la tige où il perd bientôt ses caractères ; *p*, péricycle de la tige en continuation avec celui de la racine ; *r*, cylindre central de la racine principale.

Digitized by Google

PLANCHE II

Fig. 6. — Coupe transversale d'une racine de *Cohnia flabelliformis*. — *ec*, écorce dont les assises internes sont fibreuses ; *end*, endoderme ; *p*, péricycle composé dont les assises externes forment un reticulum fibreux ; *v*, rangée vasculaire externe ; *l*, faisceau libérien ; *z*, conjonctif lignifié périmédullaire ; *c*, conjonctif central ; *m*, vaisseau de métaxylème ; *gf*, gaine lignifiée.

Fig. 7. — Coupe transversale d'une racine d'*Agave americana*. — *ec*, écorce dont les assises internes sont fibreuses à l'exception de celle qui précède immédiatement l'endoderme ; *end*, endoderme ; *p*, péricycle double ; *v*, rangée vasculaire externe ; *l*, faisceau libérien ; *m*, vaisseau de métaxylème ; *gf*, gaine fibreuse ; *c*, conjonctif central.

Fig. 8. — Coupe transversale d'un faisceau primaire de la tige du *Cohnia flabelliformis* dans la partie supérieure de sa course (premier type de structure observé sur la coupe transversale de la tige). — *b*, bois ; *l*, liber ; *c*, conjonctif central.

Fig. 9. — Coupe du même faisceau dans la partie moyenne de sa course (forme de passage). — *b*, bois ; *l*, liber ; *t*, trachéides s'interposant entre le bois et le liber ; *c*, conjonctif central.

Fig. 10. — Coupe du même faisceau dans la partie inférieure et périphérique de sa course (second type de structure, faisceau à trachéides). — *t*, trachéides ; *l*, liber ; *c*, conjonctif central.

Les trois dernières figures représentent les transformations successives d'un faisceau primaire dans son trajet à travers la tige. — Les types de structure sont identiques aux précédents dans la tige des *Dracœna*.

Fig. 11. — Coupe de la portion étalée et mince d'une feuille de *Cohnia flabelliformis*. — *c*, cuticule ; *ep*, épiderme supérieur ; *b*, bois ; *l*, liber ; *f*, fibres péricycliques du faisceau ; *ca*, cellules à contenu aqueux.

Digitized by Google

PLANCHE III

Fig. 12. — Coupe transversale d'une tige de *Dracœna congesta* montrant le début de l'activité du méristème secondaire. — *ec*, écorce ; *mér*, méristème secondaire ; *ds*, cordon de desmogène secondaire ; *fp*, faisceau primaire périphérique ; *cp*, conjonctif primaire.

Fig. 13. — Coupe d'un faisceau de la zone centrale du rhizome de *Dioscorea sativa*. — *b*, bois ; *l*, liber ; *c*, conjonctif central.

Fig. 14. — Coupe transversale du rhizome de *Dioscorea sativa*. — *as*, anneau scléreux développé à la fin d'une période de végétation et en dehors duquel, au début d'une nouvelle période de végétation, continue à fonctionner le méristème secondaire *mér.* ; *ds*, cordon de desmogène secondaire ; *ps*, parenchyme secondaire.

Fig. 15. — Section longitudinale de la souche ou faux rhizome du *Cohnia flabelliformis*, passant par l'axe de trois tiges voisines I, II, III. — *c*, cylindre central primaire de l'une des tiges.

Les cylindres centraux primaires des tiges mis à part, tout le reste de la souche est constitué par des tissus secondaires et la zone corticale périphérique.

Fig. 16. — Coupe transversale d'un faisceau de la feuille de *Lomatophyllum borbonicum*. — *b*, bois ; *l*, liber ; *cs*, grandes cellules sécrétrices bordées chacune par des cellules limitrophes plus petites ; *e*, conjonctif périphérique de la feuille ; *m*, conjonctif à larges cellules du centre de la feuille.

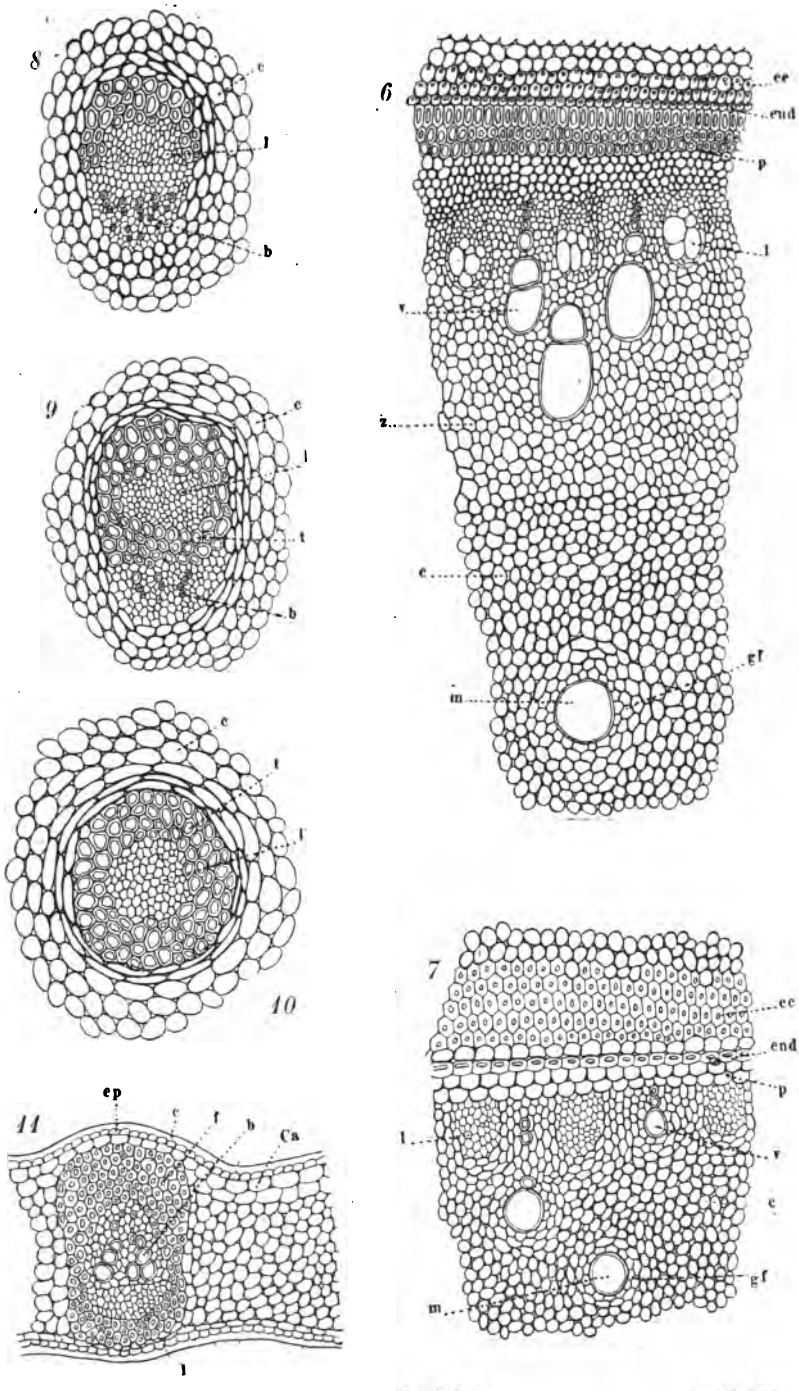
Fig. 17. — Schéma de la coupe transversale de la région pétioliforme d'une feuille de *Cohnia flabelliformis*. — *cf*, cordon fibreux ; *lf*, lame fibreuse.

Les faisceaux ont tous un péricycle fibreux. Les plus rapprochés de la face supérieure de la feuille tendent à prendre une orientation inverse de ceux de la rangée inférieure.

Lille. — Typ. & Lith. Le Bigot frères, Rue Nationale, 68.

Digitized by Google

PLANCHE II



H. J. de Cordemoy del. *Imp. Le Bigot.* *Vilou sc.*

Recherches sur les Monocotylédones

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google